

Biologie der Polarmeere: Dreißig Jahre biologische Meeresforschung am Institut für Polarökologie (IPÖ) in Kiel

von Dieter Piepenburg¹, Iris Werner² und Wilhelm Hagen³

Zusammenfassung: Meeresbiologische Untersuchungen in den Polarmeen waren ein wichtiger Bestandteil im Forschungsprogramm des Instituts für Polarökologie (IPÖ) der Christian-Albrechts-Universität (CAU) zu Kiel. Die Arbeiten hatten zunächst – in den 1980er Jahren – ihren Schwerpunkt in Studien am Zooplankton und Benthos des Weddellmeeres und benachbarter Gewässer. Später – mit den frühen 1990er Jahren – traten Forschungsarbeiten in den Schelfgebieten und Küstenregionen der Arktis in den Vordergrund. Als neuer Schwerpunkt kam die ökologische Meeresforschung dazu, u.a. in verschiedenen Seegebieten der Arktis.

Dreißig Jahre meeresbiologische Forschungsarbeit des IPÖ seit 1982 werden in diesem Beitrag im Überblick summarisch dargestellt und anschließend in zwei Beiträgen zur Biologie des arktischen Meereises und der Ökologie des antarktischen Zooplanktons und Nektons eingehender behandelt. Im Pelagial des Südlichen Ozeans konzentrierten sich die Untersuchungen zunächst auf Biodiversitäts- und Gemeinschaftsanalysen. Funktionelle Fragen zu Lebensstrategien und Anpassungsmechanismen an die extremen Umweltbedingungen traten zunehmend in den Fokus der Forschungsaktivitäten.

Abstract: Marine biological studies in polar seas were an important component in the research agenda of the Institute for Polar Ecology (IPÖ) of Kiel University (CAU). At the beginning in the early 1980s, the IPÖ's marine research activities concentrated on field studies on the zooplankton and benthos of the Southern Ocean, mostly of the Weddell Sea and adjacent waters. Later, after the early 1990s, the focus shifted to the shelves and coastal regions of the Arctic Ocean. Ecological sea-ice research emerged at this time as a new topic on the institute's agenda, mainly conducted in several areas of the Arctic Ocean.

Here, we provide a comprehensive account of the institute's three-decade long history in marine biological research since 1982. Our article features a general overview of the marine research activities, as well as two more detailed reviews of the research on Arctic sea-ice biology and the ecology of Antarctic zooplankton and nekton. Investigations in the pelagic realm of the Southern Ocean concentrated first on biodiversity and community analyses. Research activities increasingly focussed on functional questions with regard to life strategies and adaptive mechanisms to cope with the extreme environment.

EINLEITUNG

Innerhalb des Forschungsprogramms des Instituts für Polarökologie (IPÖ) der Christian-Albrechts-Universität (CAU) zu Kiel waren meeresbiologische Untersuchungen in den Polarmeen seit der Institutsgründung 1982 immer ein wichtiger Bestandteil. Für die meeresbiologischen Forschungen waren Expeditionen in die arktischen und antarktischen Meere eine wesentliche Voraussetzung. Sie fanden entweder in internationaler Zusammenarbeit auf Schiffen verschiedener Nationen oder – in besonderem Maß

– auf dem deutschen Polarforschungsschiff, der „Polarstern“, statt. Ausgehend von einer Bestandsaufnahme des antarktischen Benthos, der Fische und des Zooplanktons führten die Arbeiten weiter zu grundlegenden physiologischen Beschreibungen der Lebensweisen von Organismen der Polarmeere.

Im vorliegenden Beitrag wird zunächst eine generelle Übersicht über die meeresbiologischen Forschungsarbeiten des Instituts präsentiert. Die folgenden Beiträge zur Biologie des arktischen Meereises und des antarktischen Pelagials liefern dann ausführlichere Einblicke in zwei Teilgebiete des marinen Forschungsprogramms des IPÖ.

DIE DREI PHASEN MEERESBIOLOGISCHER FORSCHUNG AM INSTITUT FÜR POLARÖKOLOGIE

Die Frühe Phase – Krill und Fische im Weddellmeer

Die „jugendlichen Sturm- und Drangjahre“ des IPÖ waren geprägt von einer klaren Fokussierung der Forschungsaktivitäten auf Feldstudien in der Antarktis (HEMPEL & KAPPEN 1985, 1987, 1990). Diese Zeit ist charakterisiert durch die zentrale, das Institutsprofil prägende Rolle der Diplom- und Examensarbeiten sowie in besonderem Maße der Dissertationen. Diese frühe Phase wurde mit der ersten Habilitationsschrift der IPÖ-Geschichte mit einer zusammenfassenden Darstellung zur Ökologie der Fische im Weddellmeer (HUBOLD 1991) abgeschlossen.

Der von G. Hempel geleitete meeresbiologische Arbeitsbereich konzentrierte sich zunächst auf die Gewinnung und Auswertung der Proben und Daten, die auf den Expeditionen der Forschungsschiffe „John Biscoe“, „Walter Herwig“ und „Meteor“ und den ersten „Polarstern“-Expeditionen in die Antarktis (Abb. 1–3), vor allem in das zuvor kaum erforschte Weddellmeer, gesammelt wurden. Mitglieder des IPÖ sowie weitere Kieler Meereskundler waren aber auch an der ersten Arktisexpedition der „Polarstern“ im Sommer 1983 im Rahmen des internationalen Programms MIZEX (Marginal Ice Zone Experiment) beteiligt.

Die Expeditionen in die Antarktis fanden überwiegend im Rahmen des BIOMASS-Programms (Biological Investigations on Marine Antarctic Systems and Stocks) statt (HEMPEL 1981). Sie untersuchten z. B. in der Bransfieldstraße in den Jahren 1976–1983 auf den FIBEX- (First International BIOMASS Experiment) und SIBEX-Expeditionen (Second International BIOMASS Experiment) in einem breiten Forschungsansatz die biologischen Randbedingungen für die

¹ Akademie der Wissenschaften und der Literatur Mainz c/o Institut für Ökosystemforschung, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, Olshausenstraße 75, 24118 Kiel.

² Gleichstellungsbeauftragte der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, Olshausenstraße 40–60, 24098 Kiel.

³ Marine Zoology, FB2 Biologie / Chemie, Universität Bremen, Leobener Straße NW2, 28359 Bremen.

Manuskript eingereicht 2. August 2013; überarbeitet und zum Druck angenommen am 11. November 2013.



Abb. 1: Forschungsschiff „John Biscoe“ des British Antarctic Survey in den Jahren 1956–1991 (Foto: U. Piatkowski).

Fig. 1: Supply and research vessel “John Biscoe” operated by the British Antarctic Survey between 1956 and 1991 (Photo: U. Piatkowski).



Abb 2: Forschungsschiff „Meteor“ in der Bransfield Straße, Antarktis 1980 (Foto: M. Bölter).

Fig. 2: RV “Meteor” in the Bransfield Strait, Antarctic 1980 (Photo: M. Bölter).



Abb 3: Das Eis brechende Forschungsschiff “Polarstern” in Punta Arenas, Chile (Foto: M. Bölter).

Fig. 3: RV “Polarstern” in Punta Arenas, Chile (Photo: M. Bölter).

Primär- und Sekundärproduktion in der Antarktis (BÖLTER & DAWSON 1982, DAWSON et al. 1985, LIEBEZEIT & BÖLTER 1986, 1991, BÖLTER 1987, BÖLTER et al. 1988). In diesen internationalen Programmen wurden Datensammlungen angelegt, die auch vom IPÖ aus bearbeitet wurden (KLAGES 1982, PIATKOWSKI & KLAGES 1983). Im Mittelpunkt dieser Reisen aber standen die Erkundungen zum Bestand des Krills (HEMPEL & HEMPEL 1977, HEMPEL & MARSCHOFF 1980) sowie antarktischer Fische und ihrer Jugendstadien (KELLERMANN & KOCK 1984) im Scotiameer und im nördlichen Weddellmeer.

Die meisten darauf folgenden Forschungsprojekte am IPÖ bezogen sich auf die Ökologie des antarktischen Pelagials. I. Hempel und E. Boysen-Ennen untersuchten die Verbreitung von Gemeinschaften des Mesozooplanktons, einschließlich der Krillbrut des Weddellmeeres (BOYSEN-ENNEN 1986). Weitere Forschungsthemen waren die Zusammensetzung und Verbreitung des Makrozooplanktons (KELLER 1983, PIATKOWSKI 1987) und speziell die Verbreitung und Ökologie antarktischer Pfeilwürmer (HAGEN 1983), später die Lipidbiochemie antarktischer Zooplanktonorganismen (HAGEN 1988). Die Jugendstadien antarktischer Fische wurden ebenfalls untersucht (KELLERMANN 1986), wie auch die Funktionsmorphologie und Nahrungsaufnahme der Larven des Antarktischen Krills (MARSCHALL 1985) sowie die vertikale Verteilung der Krillbrut (I. HEMPEL 1982). Außerdem wurden vergleichende ökophysiologische Studien an antarktischen und mediterranen Salpen durchgeführt (REINKE 1986, 1987). Eine weitere Arbeitsgruppe beschäftigte sich mit der Taxonomie und Populationsgenetik antarktischer Zooplankter und Fische sowie mit der Problematik hoher Fluoridmengen in der Nahrungskette (SCHNEPPENHEIM 1980).

Die Biologie und Ökologie antarktischer Fische stand im Fokus einer größeren Arbeitsgruppe. Schließlich konnten die gewonnenen Erkenntnisse in einer Habilitationsschrift zur Ökologie der Fische im Weddellmeer synoptisch zusammengefasst werden (HUBOLD 1991). Außerdem wurde in dieser Zeit über die Ökomorphologie nototheniider Fische (EKAU 1987), die Kiemenmorphologie sowie die Blutphysiologie antarktischer Fische (KUNZMANN 1986, 1991) gearbeitet. Weitere Themen waren die Ernährung antarktischer Fische (WÖHRMANN 1988) und die Zusammensetzung der Fischfauna im östlichen und südlichen Weddellmeer (SCHWARZBACH 1987).

Nicht alle am IPÖ durchgeführten Arbeiten hatten einen polarökologischen Bezug. Als Beispiel sei aus dieser Zeit die Dissertation von U. Lohmeyer zur Bestandskunde von Bodenfischen des östlichen Indischen Ozeans erwähnt (LOHMEYER 1987).

Neben den pelagischen und fischkundlichen Studien wurde auch das antarktische Benthos frühzeitig im Forschungsprogramm des IPÖ berücksichtigt, darunter die Makrozoobenthosgemeinschaften des Weddellmeeres (VOSS 1987), die Verbreitung und physiologische Ökologie antarktischer Seegurken (GUTT 1987), und die Verbreitung und Biologie benthischer Tintenfische.

Obwohl in der frühen Phase der Institutsgeschichte die meisten Forschungsaktivitäten auf die Antarktis gerichtet waren, gab es auch erste Arbeiten in der Arktis. In dieser Zeit entstanden Dissertationen über die Entwicklungsbiologie arktischer

Copepoden bzw. Zooplanktongemeinschaften des zentralarktischen Nansenbeckens (DIEL 1989, MUMM 1990) sowie über die Zusammensetzung der Bodenfauna in der arktischen Framstraße (PIEPENBURG 1988).

Die Mittlere Phase – kryo-pelago-benthische Kopplung

In den 1990-er Jahren erfolgte – dank der politischen Öffnung der Arktis für die internationale Forschung – eine deutliche Hinwendung der Forschungsaktivitäten des IPÖs zu Arbeiten im Nordpolarmeer, die auch eine Teilnahme an Expeditionen mit russischen Forschungsschiffen beinhalteten. Allerdings wurden auch die Arbeiten in der Antarktis fortgesetzt (HEMPEL et al. 1992, HEMPEL & SPINDLER 1995, SPINDLER 1997, 2000).

Die Berufung von M. Spindler 1991 auf die Professur für Polarökologie war mit dem zügigen Aufbau einer Arbeitsgruppe für die Erforschung der Ökologie und Physiologie der Lebensgemeinschaften des Meereises verbunden, die von ihm und seinem Mitarbeiter R. Gradinger (1992–2000) geleitet wurde. Neben J. Ikävalko als Postdoktorandin umfasste diese Arbeitsgruppe mehrere Doktorandinnen und Doktoranden, die im Laufe der Jahre ihre Dissertationen über verschiedene meereisökologische Themen abschlossen: Strukturen der Solekanälchen des antarktischen Meereises (WEISSENBERGER 1992), Fauna des arktischen Meereises (FRIEDRICH 1997), arktisches Untereis-Habitat (WERNER 1997), Einfluss der dreidimensionalen Mikrostruktur auf die im Meereis vorkommenden Lebensgemeinschaften (KREMBBS 1999), Ökologie von Schmelzwassertümpeln auf arktischem Meereis (CARSTENS 2001) und Meereisgemeinschaften der Ostsee, Arktis und Antarktis (MEINERS 2002). In seiner Habilitationsschrift liefert GRADINGER (1998) eine Synopse der Umwelteinflüsse auf arktische Meereisalg.

Die in der frühen Institutsphase begonnenen Untersuchungen des Planktons der Polarmeere wurden unter der Leitung von W. Hagen fortgesetzt und erweitert. In diese Phase fallen der Abschluss der Untersuchungen über die Rolle der Lipide im Plankton und Nekton der Polarmeere (HAGEN 1996) sowie Arbeiten über die raumzeitliche Verteilung des Mesozooplanktons der Grönlandsee (RICHTER 1994), das Mesozooplankton im Laptevmeer und östlichen Nansen-Becken (HANSEN 1996), die Lebensstrategien dominanter antarktischer Copepoden (METZ 1996), die saisonale Ökologie des Phytoplanktons im Laptevmeer (TUSCHLING 2000) und die Ökologie arktischer Tiefsee-Copepoden (AUEL 1999). In der Subantarktis wurde über die Larvenökologie einer Schneckenart an der chilenischen Felsküste gearbeitet (KNICKMEIER 1996).

Ein weiterer Schwerpunkt der Forschungsaktivitäten dieser Jahre war die Untersuchung der Bodenfauna polarer Meere mit deutlichem regionalen Schwerpunkt auf hocharktischen Regionen. Diese Arbeiten waren integriert in die übergeordneten Forschungsprojekte des Sonderforschungsbereichs (SFB) 313 (Veränderungen der Umwelt – Der nördliche Nordatlantik) der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) und das russisch-deutsche Verbundvorhaben „System Laptev Sea“.

Ergebnisse zu den Benthosarbeiten wurden präsentiert in einer Habilitationsschrift über die Ökologie von arktischen Schlangensternen (PIEPENBURG 1997). A. Brandt beschäf-

tigte sich nach ihrer Promotion vor allem mit der Taxonomie, Biogeographie und Ökologie arktischer Isopoden. Mehrere Untersuchungen wurden zu verschiedenen benthologischen Themen durchgeführt, so zur Bedeutung von Schlangensternen im Europäischen Nordmeer (v. JUTERZENKA 1994) und zur Verbreitung und Respiration ökologisch wichtiger Bodentiere in den Gewässern um Svalbard (SCHMID 1994). Im Rahmen des SFB 313 ging es um Besiedlungsmuster (SCHNACK 1998) bzw. Struktur und Kohlenstoffbedarf des Makrobenthos (SEILER 1998) am ostgrönländischen Kontinentalhang. Im Rahmen des Projektes „System Laptev Sea“ wurden makrobenthische Verbreitungsmuster am Kontinentalhang bzw. auf dem Schelf des Laptevmeeres aufgenommen (STEFFENS 2001). Neben der regionalen Fokussierung auf die Arktis wurden in kleinerem Maßstab weiterhin experimentelle Studien in der Antarktis durchgeführt, zum Beispiel über die Ökologie von Benthos-Foraminiferen in der Potter Cove auf King George Island (MAYER 2000).

Auch nach der Berufung von G. Hubold an die damalige Bundesforschungsanstalt für Fischerei (BFAFi) wurde Anfang der 1990er Jahre die Forschung über die Fische der Polarmeere fortgesetzt. Dissertationen über den Gefrierschutz bei Fischen der Polarmeere (WÖHRMANN 1992), die Ökologie und Respiration arktischer Bodenfische (v. DORRIEN 1993) und die Aktivität, Sinnesleistung und Verhalten arktischer und antarktischer Fische (ZIMMERMANN 1996) wurden abgeschlossen. Ein weiteres Beispiel für fischökologische Untersuchungen in dieser Phase ist eine Arbeit zur Nahrungsökologie von Polardorschen (SÜFKE 1994).

Auch angewandte Forschungsaspekte wurden am IPÖ bearbeitet. 1999 wurde im Auftrag des Umweltbundesamts (UBA) eine umfassende Studie zur Ökosystemforschung in der Antarktis erstellt (CARSTENS et al. 1999). Diese Studie beschäftigte sich mit den Auswirkungen unterschiedlicher menschlicher Aktivitäten auf die Meeresumwelt und seine Bewohner, im Lichte des Gesetzes zur Ausführung des Umweltschutzprotokolls zum Antarktis-Vertrag (AUG). Betrachtet wurden die Auswirkungen wissenschaftlicher Tätigkeiten mit ihrer Logistik und die steigende Touristik in der Antarktis und ihren Randgebieten.

Die Späte Phase – Erwärmung und Versauerung

Die Pensionierung von L. Kappen (2000) und der Weggang von R. Gradinger (2000) nach Alaska einerseits und andererseits die Einstellung von I. Werner (2001) als Mitarbeiterin von M. Spindler sowie die Berufung von K. Bischof (2003) als Juniorprofessor waren deutliche personelle Veränderungen und damit der Beginn einer neuen Phase in der Entwicklung des IPÖ. Nach der Berufung von W. Hagen an die Universität Bremen (1998) hatten sich die Zooplankton-Arbeiten am IPÖ auf eine Untersuchung zur Lebensgeschichte dominanter arktischer Copepoden (LISCHKA 2006) reduziert.

Thematisch waren die marin-ökologischen Forschungsarbeiten allgemein gekennzeichnet durch die Untersuchung von ökologischen Effekten der Ozeanerwärmung und -versauerung sowie der Zunahme der UV-Einstrahlung (GRADINGER 1995). In der von K. Bischof geleiteten „Junior Research Group Polar Algae“ wurden diese Stresseffekte auf arktische Makroalgen

untersucht. Beispiele für diese Arbeiten sind die Dissertationen von Jana Fredersdorf (FREDERSDORF 2009) und Ralf Rautenberger (RAUTENBERGER 2009), die am IPÖ begonnen, aber nach dem Ruf von K. Bischof (2006) an die Universität Bremen dort fertig gestellt worden sind. M. Roleda führte diese Forschungsarbeiten am IPÖ bis 2008 weiter.

Die in der mittleren Phase begonnenen Untersuchungen zur Ökologie des Meereises wurden fortgesetzt. Die Arbeiten konzentrierten sich regional weiterhin auf arktische Meeresgebiete, zum Beispiel im Rahmen des internationalen IPY-Projekts *Circumpolar Flaw Lead Study*. Aber es wurden auch Felduntersuchungen in der Antarktis durchgeführt, zum Beispiel im Rahmen der von M. Spindler geleiteten internationalen ISPOL (Ice Station POLarstern)-Studie 2004/2005. Die Befunde zur saisonalen Dynamik, kryo-pelagischen Kopplung und zum Energieumsatz der Packeis- und Unter-eis-Fauna wurden in einer Habilitationsschrift zusammengefasst (WERNER 2005). Die in dieser Phase abgeschlossenen meereisökologischen Doktorarbeiten behandelten Themen wie die saisonale und regionale Variabilität (SCHÜNEMANN 2004) und Ökophysiologie (KIKO 2009) der Meereis-Meiofauna sowie die Rolle der sympagischen Meiofauna in arktischen und antarktischen Nahrungsnetzen (KRAMER 2010). Regionale Verbreitungsmuster benthischer Foraminiferen in der Dänemarkstraße waren ein weiteres Arbeitsgebiet zu dieser Zeit (LORENZ 2005).

Die wissenschaftlichen Forschungsaktivitäten zur Untersuchung der polaren marinen Bodenfauna sind in der späten Phase geprägt durch die Einbettung in übergeordnete Großforschungsprojekte, wie zum Beispiel das erd- und umweltwissenschaftliche Langfrist-Vorhaben „Frühwarnsysteme für globale Umweltveränderungen und ihre historische Dokumentation in natürlichen Klimaarchiven“ der Mainzer Akademie der Wissenschaften und der Literatur (seit 2002), das Kieler Exzellenzcluster *Future Ocean* (2006–11) und die *Circumpolar Flaw Lead Study*, die im Rahmen des Internationalen Polarjahres 2007/2008 von Bord des kanadischen Forschungseisbrechers *Amundsen* durchgeführt wurde. Diese Expedition legte den Grundstein für eine intensive Zusammenarbeit mit kanadischen Partnern, die bis heute andauert. In diesem Rahmen entstand eine Arbeit über die Funktion benthischer *coldspot*- und *hotspot*-Ökosysteme in der kanadischen Arktis (LINK 2012). Außerdem betreuten M. Spindler und D. Piepenburg am IPÖ weiterhin im Rahmen der Kooperation mit ausländischen Partnerinstituten Doktorarbeiten zu nicht-polaren Themen, z. B. über die Ökologie indonesischer Felswattschnecken (KHOUW 2003, PUTURUHU 2004) und über pelagische Molluskenlarven in indonesischen Gewässern (RENJAAN 2003).

DIE KRYO-PELAGISCHE LEBENSGEMEINSCHAFT – ARKTISCHES MEEREIS ALS LEBENSRAUM

Die Meereisforschung am IPÖ begann 1991 mit der Berufung von M. Spindler als Direktor des Instituts. Er kam vom Alfred-Wegener-Institut (AWI) in Bremerhaven, wo er bereits seit Mitte der 1980er Jahre über Foraminiferen und Ciliaten im Meereis des Südlichen Ozeans und, seit Anfang der 1990er Jahre, gemeinsam mit R. Gradinger auch über die Lebensgemeinschaften im arktischen Meereis geforscht hatte (GRADINGER et al. 1991, 1992). Daran schlossen sich in der

Folge systematische Vergleiche des Lebensraums Meereis in beiden Polargebieten an (SPINDLER 1994).

Die erste Meereis-Arbeitsgruppe am IPÖ umfasste neben M. Spindler und R. Gradinger im wesentlichen die vier Promovierenden C. Friedrich (Ökologie der sympagischen Meiofauna), M. Carstens (Ökologie der Schmelztümpel), I. Werner (Unter-eisfauna und kryo-pelagische Kopplung) und C. Krembs (Struktur und Besiedlung des Salzlaugenkanalsystems), die zwei Diplomanden T. Mock (Primärproduktion der Eisalgen) und K. Meiners (Mikrobielles Nahrungsnetz im Meereis) sowie Gastwissenschaftler/innen aus China und Finnland. Das Probenmaterial wurde während zehn „Polarstern“-Expeditionen zwischen 1991 und 1997 gewonnen. Experimente mit lebenden, sympagischen Organismen erfolgten an Bord „Polarstern“, im IPÖ-Labor und in den Eistanks der Hamburger Schiffbauversuchsanstalt (HSVA).

Die während der Expeditionen gemessenen abiotischen Parameter wie Temperatur, Salzgehalt, Licht und Nährstoffe sowie die biotischen Parameter wie Zusammensetzung, Abundanzen und Biomassen von Bakterien, Eisalgen, heterotrophen Protisten, Ciliaten und Metazoen (Abb. 4) sowie partikulärer organischer Kohlenstoff (POC) und partikulärer organischer Stickstoff (PON) im Packeis zeigen sehr ausgeprägte saisonale Schwankungen und, mit Ausnahme der mikrobiologischen Parameter (MEINERS 1999), steile vertikale Gradienten. An der Oberseite des Eises, wo die stärksten Temperatur- und Salzgehaltsschwankungen auftreten ($T = -22 - 0^\circ\text{C}$, $S = 0 - 200$, GRADINGER 1998, SCHÜNEMANN 2004), dominieren oft Flagellaten (Abb. 4D), während an der Unterseite des Eises mit konstanteren Umweltbedingungen meist Diatomeen (Abb. 4A, 4E) vorherrschen.

Diese Feldbeobachtung wurde durch Experimente zur Salzgehaltstoleranz verschiedener Eisalgentaxa bestätigt und erklärt (GRADINGER 1998). Die meisten Organismen haben auf Grund der hier nur moderat schwankenden abiotischen Faktoren und der besseren Nährstoffversorgung durch die darunter liegende Wassersäule ein ausgeprägtes Maximum ihrer Biomasseverteilung in den untersten Zentimetern des Eises. Hier werden trotz der geringen Lichtverfügbarkeit auch die höchsten Primärproduktionsraten gemessen (MOCK 1998). Als Anpassung an starken Lichtmangel im arktischen Packeis zeigen die Eisalgen eine ausgeprägte Schattenadaptation in der biomassespezifischen Produktionsrate und auch in der photosynthetischen Effizienz (GRADINGER 1998). Während der langen Dunkelphase des arktischen Winters bilden nur wenige Eisalgenarten Dauersporen aus, häufiger kommen Reservestoffe und Mixotrophie als Überwinterungsstrategien vor (ZHANG et al. 1998).

Beim Vergleich mit früheren Untersuchungen am Festeis der amerikanischen Arktis stellte sich heraus, dass sich in den unterschiedlichen Eistypen sowohl die Zusammensetzung (z. B. mehr Flagellaten im Packeis) als auch die Biomasse der Eisalgen (stets niedriger im Packeis auf Grund geringerer Nährstoffkonzentrationen) unterschieden (GRADINGER 1998). Eine Lebendstudie an verschiedenen Flagellatentaxa aus dem arktischen Packeis ergab eine im Vergleich zur Wassersäule doppelt so hohe Diversität an Arten, Formen, Bewegungsarten, Nahrungstypen und Reproduktionsarten (IKÄVALKO & GRADINGER 1997). Vier neue Arten von Ciliaten wurden im arktischen Meereis gefunden und beschrieben (AGATHA et al. 1993).

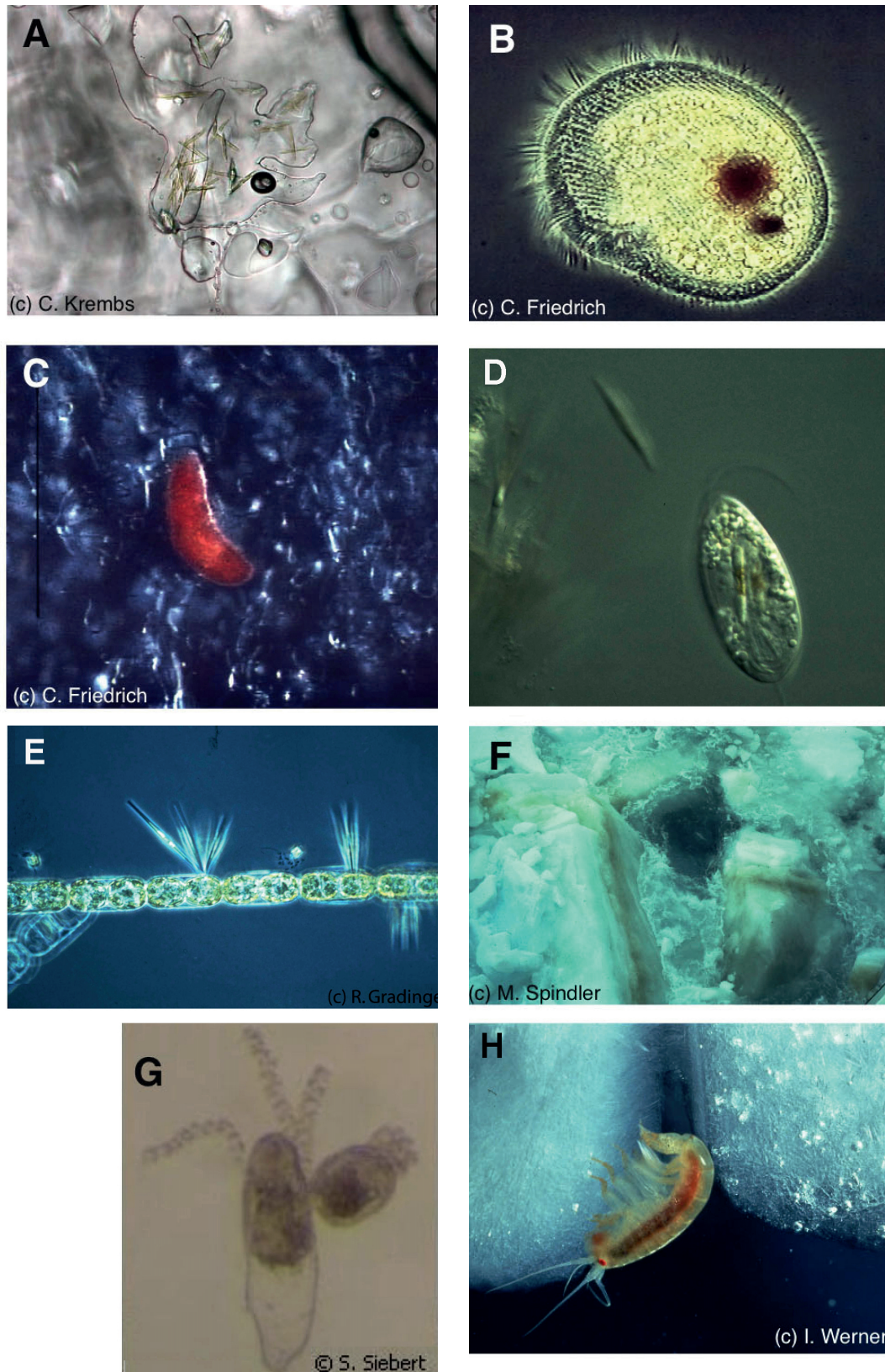


Abb. 4: Organismen im arktischen Meereis in sehr unterschiedlicher Vergrößerung. A = Diatomeen (Kieselalgen) im Salzlaugenkanalsystem; B = Ciliat (Wimpertierchen); C = Strudelwurm (Bildbreite ca. 2 mm); D = Flagellat (heterotrophes Geißeltierchen); E = *Melosira arctica* (kettenbildende Diatomee); F = durch Eisalgen bräunlich gefärbtes Meereis; G = Nesseltierart *Sympagohydra tuuli* (Cnidaria); H = Sympagischer Amphipode (Flohkrebs) *Onisimus glacialis* an der Meereis-Unterseite (Größe ca. 2 cm).

Fig. 4: Organisms inhabiting the Arctic sea ice. A = Diatoms in the brine-channel system; B = Ciliophoran protist; C = Flatworm (turbellarian species) (width of figure about 2 mm); D = Heterotrophic flagellate protist; E = chain-forming diatom *Melosira arctica*; F = brownish sea ice coloured by ice algae; G = cnidarian *Sympagohydra tuuli*; H = Sympagic amphipod *Onisimus glacialis* at the underside of Arctic sea ice (size approx. 2 cm). Note different scales are used in the images.

Die innere Oberfläche des Salzlaugenkanalsystems (Abb. 4A) variiert mit Temperatur und Eistextur, sie beeinflusst die Transportprozesse in der Lauge und die Besiedlungsmuster der Organismen. Ungefähr die Hälfte der Kanäle kann so eng ($<41\ \mu\text{m}$) sein, dass sie für Grazer und Räuber nicht passierbar sind, so dass sich dahinter hohe Akkumulationen von Protisten bilden können (KREMBS 1999). Ein erstes, einfaches Nahrungsnetzmodell auf der Basis von allometrischen Funktionen deutet auf eine hohe Bedeutung mikrobieller Prozesse im Meereis hin (GRADINGER 1998, MEINERS 1999) und schließt Wegfraß als kontrollierenden Faktor für die Eisalgen zumindest im Sommer aus. Experimentell ermittelte Ingestionsraten von Bakterien durch heterotrophe Pico- und Nanoflagellaten im arktischen Meereis liegen dagegen in der gleichen Größenordnung wie in pelagischen Systemen der Polarmeere (MEINERS 1999).

Die erste systematische Untersuchung der Meiofauna im arktischen Packeis ergab eine Zusammensetzung aus Ciliaten (Abb. 4B), Nematoden, Rotatorien, acoelen Turbellarien (Abb. 4C) und Copepoden (FRIEDRICH 1997). Anders als im küstennahen Festeis fehlen hier Larven von benthischen Organismen. Entsprechend der vertikalen Verteilung von Biomasse und Produktion der Eisalgen sind auch bei der sympagischen Meiofauna die höchsten Abundanzen und Biomassen meistens in den unteren Schichten des arktischen Packeises zu finden (Abb. 5). Die experimentell untersuchten Organismen waren gut an die extremen Bedingungen in ihrem Lebensraum angepasst. Meereis-Ciliaten zeigen bei $0\ ^\circ\text{C}$ noch deutliches Wachstum (*Euplotes* sp.) und tolerieren einen weiten Salinitätsbereich von 5–95 (*Diophrys* sp.). Meereisturbellarien haben eine Salzgehaltstoleranz von 5–65, Meereisnematoden (*Theristus melnikovi*) von 5–100, beide Gruppen überleben niedrige Temperaturen bis zu $-6\ ^\circ\text{C}$ sowie einen zweitägigen Einschluss in festes Eis (FRIEDRICH 1997). Rotatorien und Turbellarien zeigen die größte körperliche Flexibilität bei der Überwindung von sehr engen Salzlaugenkanälen im Eis, sympagische Turbellarien reduzieren im Experiment ihren

Körperdurchmesser mit steigendem Salzgehalt um bis zu 70 % (KREMBS 1999). Diese unterschiedlichen Anpassungen tragen zur Separation unterschiedlicher ökologischer Nischen im Eis bei.

Die Oberseite des arktischen Meereises war bis zu diesem Zeitpunkt so gut wie nicht untersucht. Rotgefärbter Schnee auf dem Eis konnte als Lebensraum der Schneealge *Chlamydomonas nivalis* identifiziert werden (GRADINGER & NÜRNBERG 1996). Die für die Arktis charakteristischen Schmelzwassertümpel, die im Sommer bis zu 70 % der Eisoberfläche bedecken können, wurden als flache, kalte, nährstoff- und biomassearme, meist limnische (seltener brackige) Lebensräume mit hoher Lichtexposition und extremer zeitlicher Variabilität aller Faktoren beschrieben (CARSTENS 2001). Vergleichbare Umweltbedingungen herrschen nur in Gletschereistümpeln, nicht aber im unmittelbar benachbarten Meereis oder Meerwasser.

Die in den Schmelztümpeln gefundene rein mikrobielle Lebensgemeinschaft besteht aus Bakterien, Pilzen und Protisten. Es handelt sich dabei meist um Schneeorganismen oder limnische Taxa. Diatomeen traten nur in den seltenen brackigen Tümpeln auf, in denen der Salzgehalt durch Kontakt mit dem Meerwasser angestiegen war. Bakterien, Algen und Protozoen zeigten deutliche Anstiege in Abundanz und Biomasse über den Sommer. Heterotrophe Dinoflagellaten und haptoride Ciliaten stellen bereits die höchste trophische Ebene innerhalb des mikrobiellen Nahrungsnetzes der Schmelztümpel dar (CARSTENS 2001).

Die Grenzschicht zwischen der Unterseite des Meereises und der darunter liegenden Wassersäule ist ein spezieller Lebensraum mit charakteristischen Umweltbedingungen und einer spezifischen Flora und Fauna (WERNER 1997). Die Morphologie der Eisunterseite kann sehr komplex ausgebildet sein (WERNER & LINDEMANN 1997), sie variiert nach Eistyp, Region und Jahreszeit und beeinflusst die Besiedlung durch Organismen. Während der Schmelzperiode bildet sich im

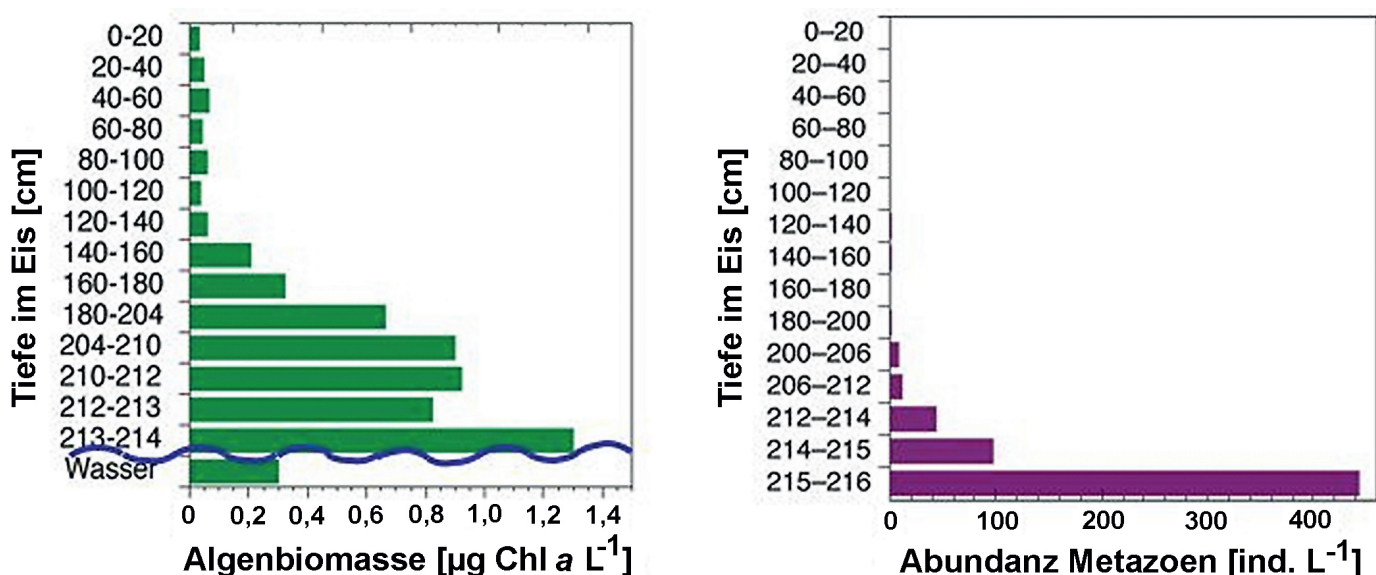


Abb. 5: Vertikalverteilung von Algenbiomasse (links) und Abundanzen vielzelliger Organismen (Metazoen, rechts) im arktischen Meereis im Sommer (WERNER et al. 2002).

Fig. 5: Vertical distribution of algal biomass (left) and metazoan abundance (right) in Arctic sea ice in summer (WERNER et al. 2002).

Schmelzwasser direkt unter dem Eis eine Pyknokline, die für stenohaline Organismen eine effektive Barriere darstellt. In einem solchen Untereistümpel konnte erstmals und einmalig eine Prasinophyteenblüte beschrieben werden (GRADINGER 1998).

Im Regelfall aber ist die Algenbiomasse in den untersten Zentimetern des Meereises um eine oder zwei Größenordnungen höher konzentriert als in der Wasserschicht darunter (WERNER 1997). Die hohe Biomasse, die das Eis bräunlich einfärben kann (Abb. 4F), lockt zwei Gruppen von Konsumenten in diesen Lebensraum. Die Eisunterseite selbst wird zirkumpolar von gammariden Amphipoden besiedelt (Abb. 4H), vier autochthone Arten kommen regelmäßig und z. T. in hohen Abundanzen von bis zu 800 Ind. m⁻² vor (WERNER 1997), allerdings zeigt sich hier eine starke räumliche Fleckenhaftigkeit (*patchiness*). Vor allem das Alter und die Herkunft des Eises können einen Einfluss auf die Besiedlung mit Amphipoden haben. Erste Experimente zur Nahrungsökologie ergaben, dass alle vier Arten spezifische Nahrungspräferenzen (von rein herbivor bis omnivor-carnivor) haben und dass der Fraßdruck der Amphipoden auf die Eisalgenbiomasse in der untersten Eisschicht mit 1–3 % Tag⁻¹ im Sommer nicht sehr hoch ist (WERNER 1997).

Durch die Produktion von Kotpillen, die in die Wassersäule abgegeben werden und die wegen ihrer Größe und hohen Dichte rasch absinken, tragen die Fressaktivitäten der Untereisamphipoden signifikant zum Kohlenstofffluss zwischen Eis und Pelagial bei (WERNER 2000). Neben den Untereisamphipoden wird das Untereishabitat von der Sub-Eisfauna besiedelt, die sich aus sympagischen (z. B. harpacticoide Copepoden) und pelagischen (z. B. cyclopoide und calanoid Copepoden) Arten zusammensetzt. Diese Arten nutzen schon früh in der Saison das Untereishabitat als reichhaltigen Nahrungsgrund sowie als Kinderstube für ihre Jugendstadien, die hier in z. T. sehr hohen Dichten vorkommen. Hier finden vielfältige und komplexe Prozesse statt. Diese kryo-pelagischen Kopplungen verbinden die Lebensräume Meereis und Pelagial miteinander.

Zum Ende dieser ersten Phase der Meereisforschung am IPÖ wurden noch zwei Diplomarbeiten fertig gestellt, die auf Material der „Polarstern“-Expedition im Sommer 1999 basierten. Die eine Studie erweitert die Datenbasis über die Metazoengemeinschaften des arktischen Packeises im Herbst (SCHÜNEMANN 2001), die andere beschreibt die Protistengemeinschaften im arktischen Packeis im Herbst, mit Schwerpunkt auf schwer zu bestimmende Dauerstadien (FEHLING 2000).

In den ersten Jahren der Meereisforschung am IPÖ wurden diverse neue Geräte und Methoden für die Feldforschung und die experimentellen Ansätze entwickelt und erprobt. So wurde in unserer Arbeitsgruppe nicht nur die Probennahme von ganzen Eiskernen Standard, sondern auch die Auftaumethode der Eisproben in filtriertem Seewasser. Vor allem letzteres führte zur Erfassung von höherer Diversität und Abundanz, vor allem von Flagellatentaxa im Vergleich zu früheren Arbeiten (GRADINGER 1998). Ein neues Inkubationssystem (Abb. 6) lieferte erstmalig *in situ* Primärproduktionsmessungen über die gesamte Eisdicke mit guter vertikaler Auflösung (MOCK 1998). Auch zur Erforschung der schwer

zugänglichen Eisunterseite wurden einige neue Geräte entwickelt und getestet, z. B. ein Untereisnetz und ein Endoskop (JUTERZENKA et al. 1996) sowie ein Untereisinkubationsschirm und eine Untereisströmungssonde (KREMBS 1999). Als effektive und gut handhabbare Standardtechniken bewährten sich über viele Jahre und Vergleichsstudien das Untereisvideosystem und die Untereispumpe (WERNER 1997). Die Probenahme auf dem Meereis war trotz technischer Innovationen häufig eine Herausforderung, stets aber Teamwork (Abb. 7).

Mit dem Weggang von R. Gradinger nach Fairbanks, Alaska, im Jahr 2000 ging auch die IPÖ Meereisgruppe in eine neue Phase. Nachfolgerin von R. Gradinger wurde I. Werner, zunächst als Postdoktorandin, dann als Habilitandin. Nach ihrer Habilitation über Saisonalität, kryopelagische Interaktionen und metabolische Raten der arktischen und baltischen Eis- und Untereisfauna (WERNER 2005) war sie als Privatdozentin am Institut tätig. In dieser zweiten Phase der IPÖ Meereisforschung erweiterten sich die Forschungsthemen in Richtung experimentelle Nahrungsökologie, physiologische und molekularbiologische Anpassungen sowie Umweltaspekte.

Die Arktis aber blieb weiterhin der Schwerpunkt, in dem neue Gebiete wie die kanadische Arktis und das ökologisch hochgradig interessante Meereis der Ostsee hinzukamen. Auch die Antarktis wurde in mehreren Forschungsprojekten der Eisgruppe einbezogen. Die IPÖ-Meereis-Arbeitsgruppe bestand jetzt neben M. Spindler und I. Werner im wesentlichen

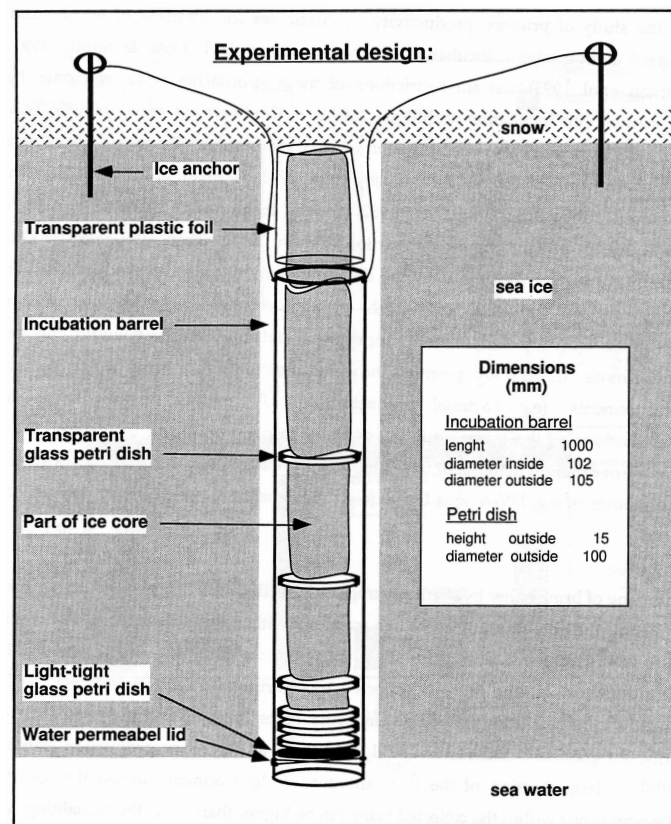


Abb. 6: System zur *in situ* Inkubationsmessung der Primärproduktion im arktischen Meereis (GRADINGER 1998).

Fig. 6: System for *in situ* incubation measurements of primary production in Arctic sea ice (GRADINGER 1998).



Abb. 7: Probenahme auf einer arktischen Meer-eisscholle (Foto: IPÖ).

Fig. 7: Sampling on an Arctic sea-ice floe (Photo: IPOE).

aus den sechs Promovierenden mit ihren Arbeitsbereichen: K. Meiners (Struktur und Zusammensetzung der Meereisgemeinschaften der Ostsee, Antarktis und Arktis), H. Schünemann (Saisonale und regionale Variabilitäten der arktischen sympagischen Meiofauna), R. Krapp (Untereisfauna und UV-Strahlung), M. Steffens (Fleckenhaftigkeit im Meereis), R. Kiko (Ökophysiologie der antarktischen Meereis meiofauna) und, zunächst als Diplomandin, dann als Doktorandin, M. Kramer (Rolle der sympagischen Meiofauna im Nahrungsnetz des arktischen und antarktischen Meereises). Dazu kamen als weitere Diplomandinnen M. Fuhrmann (Bedeutung von Chromatophoren des arktischen Untereisamphipoden *Apherusa glacialis*) und M. Marquardt (sympagische Meiofauna in Fest- und Packeis der kanadischen Arktis) sowie die Masterstudentinnen aus St. Petersburg (Russland) O. Preobrazhenskaya (Meiofauna in einjährigem arktischen Meereis) und A. Moshkina (Meiofauna in mehrjährigem arktischen Meereis). Hinzu traten weiterhin Gastwissenschaftler/innen aus China und Finnland.

Das Arbeitsmaterial dieser Phase wurde aus der Arktis auf sechs „Polarstern“-Expeditionen in den Jahren 1997–2003 in die Norwegische See, die Grönlandsee, in die Framstraße sowie ins arktische Becken zum Yermak Plateau und Gakkel-Rücken gewonnen. Während des Internationalen Polarjahres war das IPÖ an den CFL-Abschnitten 7–8 des

kanadischen Forschungsschiffes „Amundsen“ beteiligt. Dazu kamen zahlreiche Sammelreisen nach Spitzbergen. Weiterhin wurden verstärkt Experimente mit lebenden sympagischen Organismen an Bord der Schiffe, im IPÖ und in den Laboratorien des AWI und der Universität UNIS auf Spitzbergen durchgeführt.

Saisonalität im arktischen Meereis und die Anpassungsstrategien der sympagischen Flora und Fauna blieben große Forschungsthemen. Die Teilnahme an einer der höchst seltenen Winterexpeditionen in die Arktis ergab die Möglichkeit, die saisonalen Datensätze endlich um Beobachtungen und Messungen aus dem späten Winter (März/April 2003) zu ergänzen. Die Umweltbedingungen im Meereis erreichten damals die extremsten von uns gemessenen Werte mit Temperaturen von -22°C und korrespondierenden Solesalinitäten von >200 und Solevolumina von $<5\%$ (SCHÜNEMANN 2004) in den oberen Eisschichten. Die sympagischen Algen zeigen zu dieser Jahreszeit zwar keine verringerte Diversität, wohl aber liegen die Abundanzen und Biomassen um eine Größenordnung niedriger als im Sommer (WERNER et al. 2007) und der Chl *a*-Gehalt bleibt unter $1\text{ }\mu\text{g l}^{-1}$ (Abb. 8).

Anorganische Nährstoffe sind im winterlichen Meereis im Vergleich zur Wassersäule angereichert, als limitierende Faktoren für den Beginn der Frühjahrsblüte der Eisalgen

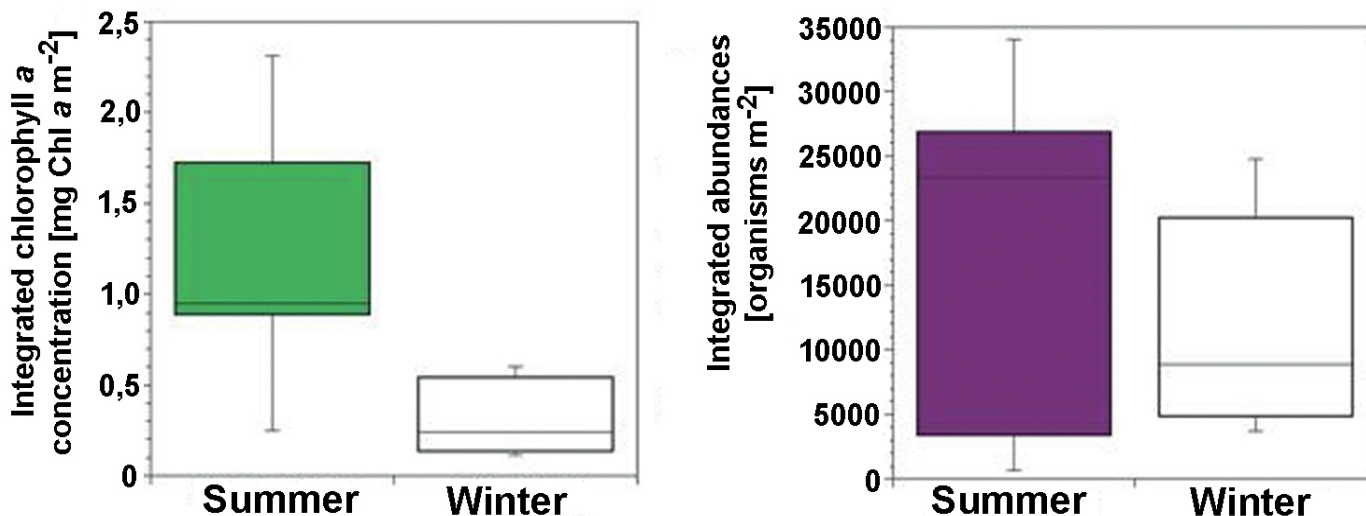


Abb. 8: Saisonale Unterschiede zwischen Sommer und Winter in Algenbiomasse (links) und Abundanzen von Metazoen (rechts) im arktischen Meereis, integriert über die gesamte Schollendicke (SCHÜNEMANN & WERNER 2005).

Fig. 8: Seasonal differences between summer and winter in algal biomass (left) and metazoan abundance (right) in Arctic sea ice, integrated over the entire floe thickness (SCHÜNEMANN & WERNER 2005).

werden daher im unteren Bereich des Eises das Licht, im oberen Teil des Eises die noch sehr niedrigen Temperaturen und hohen Salzgehalte angenommen. Bei der sympagischen Meiofauna (Metazoen) fällt der Vergleich zwischen Winter und Sommer genau umgekehrt aus: Hier sind die Abundanzen in beiden Jahreszeiten ähnlich (Abb. 8), dagegen unterscheiden sich die Zusammensetzung und Diversität signifikant. Trotz der vergleichsweise moderaten Temperatur- und Salzgehaltswerte im unteren Teil des Eises fehlen auch in der sonst durch sympagische Meiofauna besiedelten Schicht mit Ausnahme der Nauplien, die 93 % aller Individuen stellen, so gut wie alle anderen Metazoen-Taxa (SCHÜNEMANN & WERNER 2005). Wo und wie die übrige sympagische Meiofauna überwintert, bleibt daher weitgehend ungeklärt.

An der Eisunterseite und in der obersten Wasserschicht direkt unter dem Eis sind neben der Saisonalität des Lichts, und damit einhergehend der Primärproduktion und der Nahrungsverfügbarkeit, die sommerliche Ausbildung einer ausgesüßten Schmelzwasserschicht der stärkste saisonale Faktor, der auf die Fauna einwirkt (WERNER 2005). Die autochthonen Untereisamphipoden besiedeln die Eisunterseite das ganze Jahr über, nur bei der rein herbivoren Art *Apherusa glacialis* ist die Abundanz im Winter vermindert. Alle vier Arten zeigen saisonal unterschiedliche Nahrungspräferenzen. Als Überwinterungsstrategien gibt es Kombinationen von Lipidspeicherung und Veränderungen im Nahrungsspektrum, aber keine Reduktionen des ohnehin niedrigen Stoffwechsels (WERNER & AUER 2005).

Als Anpassung an die zeitweise niedrigen Salzgehalte im Untereishabitat konnte hyperosmotische Regulation als Anpassung an sehr niedrige Temperaturen und gegen das Gefrieren ein niedriger Unterkühlungspunkt bei *A. glacialis* festgestellt werden (KIKO et al. 2009). Die Abundanzen der pelagischen calanoiden und cyclopoiden Copepoden im Untereiswasser, der oberen Grenzschicht der Wassersäule, sinken im Sommer. Dies ist ein Indiz dafür, dass die Schmelzwasserschicht eine effektive Barriere für stenohaline Arten darstellt. Im Gegensatz dazu finden sich während dieser Zeit besonders viele harpacticoiden und cyclopoiden Copepoden und andere sympagische Arten in dieser Wasserschicht; sie werden vermutlich mit dem Schmelzwasser aus dem Eis gespült oder verlassen dieses aktiv, um im Untereiswasser zu fressen (WERNER 2006).

Weitere kryopelagische Kopplungsprozesse an der arktischen Eis-Wasser-Grenzschicht wurden durch Feldbeobachtungen und Laborexperimente beschrieben und z. T. quantifiziert: Partikel- und Kohlenstofffluss vom Meereis ins Pelagial und Benthos, Fressaktivitäten der Untereisamphipoden sowie pelagischer Arten an der Eisunterseite, Wanderungen von pelagischen und benthischen Arten zur Eisunterseite zum Fressen oder zur Fortpflanzung sowie aufsteigende Eier und Larven, möglicherweise von mehr Arten als bislang angenommen (MARQUARDT 2010). Sie alle sorgen für einen komplexen und dynamischen Austausch von Partikeln, Biomasse und Energie zwischen den beiden Lebensräumen und den unterschiedlichen Nahrungsnetzen (WERNER 2005).

Verschiedene Fragestellungen der Nahrungsökologie durchziehen viele der Arbeiten am arktischen Meereis. Die Basis des Nahrungsnetzes im Eis stellt eine mikrobielle Gemeinschaft aus Bakterien und einzelligen Protisten dar. Insbeson-

dere sympagische Diatomeen liefern mit der Produktion und Sekretion von transparenten exopolymeren Partikeln (TEP) eine zusätzliche und konzentrierte Kohlenstoffressource für Bakterien und heterotrophe Protozoen im Eis (MEINERS 2002).

Biochemische Analysen von stabilen Isotopen und Markerlipiden und Experimente zur Erfassung der Nahrungsquelle und Selektivität sowie zur Bestimmung von Ingestionsraten mit diversen Taxa der sympagischen Meiofauna zeigten, dass die Nahrungsnetze im Meereis komplexer und die meisten Organismen sehr viel weniger herbivor sind als früher angenommen (KRAMER 2010). So fressen fast alle arktischen sympagischen Metazoen Ciliaten. Einige Arten, z. B. der Cnidarier *Sympagohydra tuuli* (Abb. 4G) und einige harpacticoiden Copepoden, ernähren sich sogar räuberisch von anderen Metazoen im Eis. Nur wenige Arten, z. B. die harpacticoiden Copepoden *Halectinosoma* spp., sind vorwiegend herbivor, können ihre Nahrung aber auch durch Ciliaten ergänzen.

Mit diesen Erkenntnissen und der Entdeckung neuer Taxa im arktischen Meereis (BLUHM et al. 2007, SIEBERT et al. 2009) hat unser Bild vom Nahrungsnetz neue Ebenen und Verbindungen bekommen (KRAMER 2010, Abb. 9). Auch unter den arktischen Untereisamphipoden ist nur *Apherusa glacialis* überwiegend herbivor, alle anderen Arten sind omnivor-carnivor. Die größte Art *Gammarus wilkitzkii* ernährt sich nicht nur von anderen sympagischen Metazoen, sondern frisst auch große pelagische Copepoden aus der Untereisgrenzschicht (WERNER et al. 2002). Der Fraßdruck auf die Eisalgenbestände ist auch nach den experimentellen Daten niedrig, der Prädationsdruck der sympagischen Meiofauna z. B. auf Ciliaten oder Nauplien im Eis kann dagegen sehr hoch sein (KRAMER 2010).

Durch die langjährige und enge Kooperation mit Meereisbiolog/innen in Finnland ergab sich ab dem Jahr 2000 die Möglichkeit, Untersuchungen am Meereis der nördlichen Ostsee durchzuführen, das wegen des niedrigen Salzgehaltes und der extremen Saisonalität einen interessanten Sonderfall des arktischen Meereises darstellt. Die Probenahme erfolgte auf einer Expedition mit dem finnischen Forschungsschiff „Aranda“ (2000) und auf Ausfahrten mit dem schwedischen Forschungseisbrecher „Oden“ (2002). Die Arbeiten auf See wurden ergänzt durch diverse Forschungsprojekte von Land aus, die meisten von der finnischen Forschungsstation Tvärminne (2000, 2002, 2004), aber auch von der schwedischen Station Umeå (2004) aus. Wie im Meereis des Nordpolarmeeres (KREMBES 1999) sind auch im Meereis der Ostsee die meisten biologischen Parameter höchst fleckenhaft verteilt und von abiotischen Parametern, z. B. der Eisdicke, beeinflusst (STEFFENS et al. 2006).

Bereits im starken Eiswinter 1996 hatten Studenten des IPÖ das Meereis in der Strander Bucht bei Kiel untersucht und das Vorkommen und die zeitliche Entwicklung von Bakterien im Eis beschrieben (MOCK et al. 1997). Das Meereis der nördlichen Ostsee ist ähnlich wie in den Polarregionen ein komplexes Ökosystem, besiedelt von Bakterien, den auch hier dominanten Diatomeen, diversen foto- und heterotrophen (IKÄVALKO 1997) Flagellaten, Ciliaten und wenigen Metazoen-Taxa (MEINERS 2002, WERNER 2005). Die Metazoen im Eis gehören sämtlich dem Zooplankton an und setzen sich zusammen aus Vertretern mehrerer Arten der Rotatoriangattungen *Synchaeta* und *Keratella* sowie aus

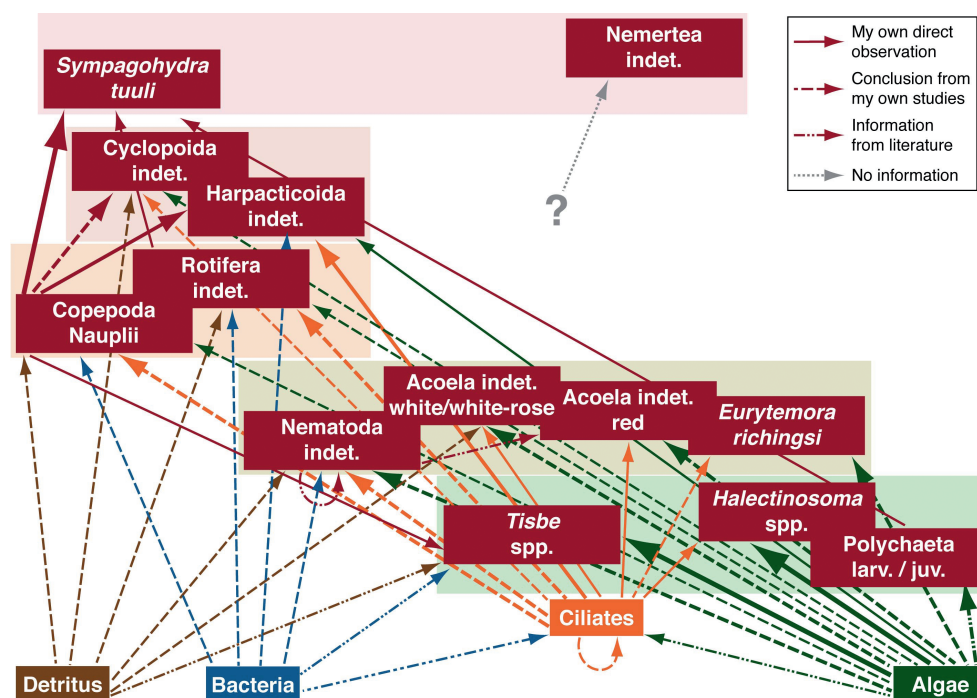


Abb. 9: Nahrungsnetz im arktischen Meereis (KRAMER 2010).

Fig. 9: Food web in Arctic sea ice (KRAMER 2010).

Nauplien und Copepoditen calanoider Copepoden, insbesondere *Acartia biflosa* (WERNER 2005). Für die Rotatorien wird angenommen, dass sie den Lebensraum im Eis und die hier konzentrierte Nahrung in Form von Bakterien, Einzellern und Detritus im Winter aktiv nutzen. Außerdem wurden Dauereier von Rotatorien im Ostseeeis gefunden, was möglicherweise auf eine weitere Überwinterungsstrategie hinweist.

Das Untereishabitat der Ostsee ist im Frühjahr stark durch Schmelzprozesse beeinflusst, und auch hier finden diverse Austauschprozesse zwischen Meereis und Pelagial statt. Die calanoide Copepodenart *A. biflosa* überwintert teilweise direkt unter dem Eis und zeigt dort auch Reproduktion, Wachstum und Entwicklung. Biochemische Analysen an Markerlipiden ergaben, dass Nauplien und Copepodite sich einerseits im Winter omnivor-carnivor ernähren und andererseits auf Speicherlipide als Reservestoffe zurückgreifen, ganz ähnlich wie viele polare Arten auch (WERNER & AUEL 2004).

Der Lebensraum Meereis ist im globalen Klimawandel schon heute verschiedenartigen Veränderungen ausgesetzt. Einige Untersuchungen der IPÖ-Meereisgruppe haben Fragestellungen aus diesem Themenkreis aufgegriffen, z. B. zum Einfluss erhöhter UV-Strahlung auf das mikrobielle Nahrungsnetz in arktischen Schmelzwassertümpeln (WICKHAM & CARSTENS 1998) oder auf die arktischen Untereisamphipoden *Apherusa glacialis* (FUHRMANN et al. 2010) und *Gammarus wilkitzkii* (KRAPP et al. 2009).

Die mikrobielle Gemeinschaft in den ohnehin stark licht-exponierten Schmelzwassertümpeln scheint so gut an die hohen Strahlungsintensitäten, auch im UV-Bereich, angepasst zu sein, dass experimentell kein negativer Effekt von UV-B Strahlung festgestellt werden konnte (WICKHAM & CARSTENS 1998). Der Untereisamphipode *A. glacialis* besitzt Chromatophoren, die einen physiologischen Farbwechsel auslösen. Sie haben auch eine photoprotektive Funktion, wahrscheinlich als Schutz vor schädlicher UV-Strahlung (FUHRMANN et al.

2010). Erhöhte UV-Strahlung kann einen Anstieg von Sauerstoffradikalen im Wasser auslösen. Der arktische Untereisamphipode *G. wilkitzkii*, reagiert darauf mit Veränderungen in der antioxidativen Kapazität, also der Fähigkeit, sich gegen die physiologisch aggressiven Sauerstoffradikale zur Wehr zu setzen (KRAPP et al. 2009). Beide Prozesse können als Anpassungsstrategien der Amphipoden gegen die vor allem an Schollenrändern hohe UV-Exposition im arktischen Sommer angesehen werden.

Der durch den Klimawandel bedingte Rückgang des arktischen Meereises begleitete die 20 Jahre der IPÖ-Meereisforschung unübersehbar im Feld und wurde dementsprechend auch Teil der Forschungsfragen und Hypothesen. Das Verschwinden des arktischen Meereises stellt den Verlust eines einzigartigen Lebensraumes mit einer hochangepassten, spezifischen Flora und Fauna dar und beeinflusst über die dann veränderten oder verschwundenen Kopplungsprozesse auch das angrenzende Pelagial, z. B. durch verstärkten Schmelzwassereintrag, veränderte Produktionsregime, Artenverschiebungen und Veränderungen der Nahrungsnetze (GRADINGER 1998, WERNER 2005, KRAMER 2010). Schon mit der Verschiebung vom ehemals vorherrschendem mehrjährigen Eis zu mehr saisonalem oder einjährigem Eis geht eine Abnahme von Diversität und Abundanz der sympagischen Meiofauna (MOSHKINA 2004, PREOBRAZHenskAYA 2004, Abb. 10) und der arktischen Untereisamphipoden (WERNER & GRADINGER 2002) einher.

Als bereits sehr sichtbare Konsequenz des Klimawandels kann das vermehrte Auftreten von brackigen und salinen Schmelzwassertümpeln auf dem arktischen Meereis angesehen werden. Anders als noch 1993/1994 (CARSTENS 2001) wurden im Jahr 2007 auch diverse sympagische Metazootaxa in den Schmelzwassertümpeln gefunden. Durch das verbreitete Durchschmelzen hat sich der Lebensraum der Schmelzwassertümpel von einem isolierten Süßwasserhabitat zu einem marinen Lebensraum mit enger Kopplung an das Eis und das Pelagial entwickelt (KRAMER & KIKO 2011).

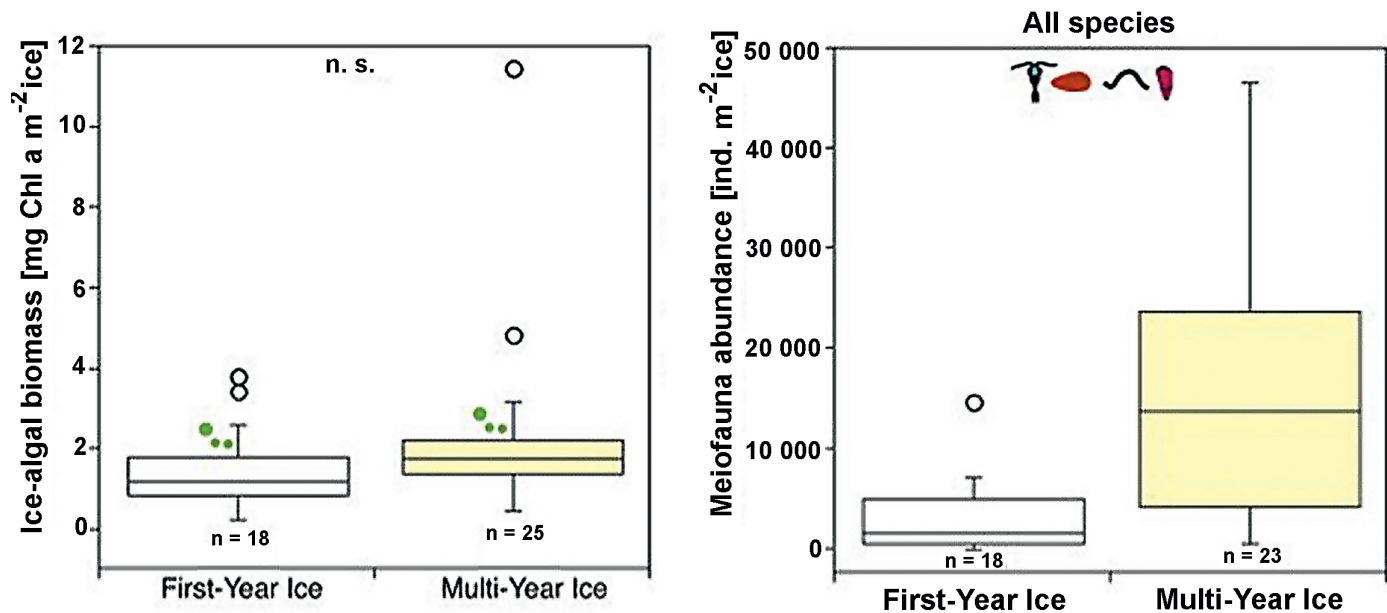


Abb. 10: Unterschiede zwischen einjährigem und mehrjährigem arktischen Meereis in Algenbiomasse (links) und Abundanzen von Metazoen (rechts), integriert über die gesamte Schollendicke (MOSHKINA 2004, PREOBRAZHENSKAYA 2004, verändert).

Fig. 10: Differences between Arctic first-year and multi-year sea ice in algal biomass (left) and metazoan abundance (right), integrated over the entire floe thickness (MOSHKINA 2004, PREOBRAZHENSKAYA 2004, modified).

An dieser eigentlich höchst spannenden Stelle endet die Meereisforschung am IPÖ nach nur 20 Jahren durch die Schließung des Instituts. Die letzte, mit mehreren Preisen ausgezeichnete Doktorarbeit von M. Kramer wurde 2010 fertiggestellt (KRAMER 2010). Sehr beachtlich ist die Zahl der in Kiel hervorragend ausgebildeten Meereisforscherinnen und -forscher, die heute in aller Welt forschen und lehren. Die Beteiligung der IPÖ-Arbeitsgruppe Meereis an großen Verbundprojekten (SFB 313, System Laptevsee) und zahlreichen Einzelprojekten (DFG, EU) sowie an exzellenten, in nationalen und internationalen sowie fast immer interdisziplinären Kooperationen führte zu reichen Forschungsergebnissen und zahlreichen Publikationen. Aus Sicht der Meereisforschung, die zu Zeiten des Klimawandels stetig an Bedeutung gewinnt und international an vielen Stellen ausgebaut wird, ist daher die Schließung des IPÖ unverständlich.

DREISSIG JAHRE FORSCHUNG IM ANTARKTISCHEN PELAGIAL

Bei der Vorstellung der Forschungsarbeiten aus drei Dekaden Forschung des IPÖ soll hier die Freiwasserzone, das Pelagial, des Südpolarmeeres im Vordergrund stehen.

Das IPÖ war schon während seiner Gründung im Februar 1982 bei der deutsch-britischen „John-Biscoe“-Expedition (Südgeorgien-Expedition, Offshore Biological Programme) zur Antarktischen Halbinsel voll beteiligt – mit G. Hempel als Fahrtleiter sowie G. Janssen, A. Kellermann, R. Schneppenheim und U. Piatkowski. Die Fluoranreicherung im Krill war Gegenstand der Arbeiten von A. Keck (IfM Kiel). Ein weiteres Thema war die Nahrungsökologie der Chaetognathen, Pfeilwürmer, die ihre Beute mit dem Gift Tetrodotoxin lähmen können (HAGEN 1985). Als Nebenprodukt dieser Expedition konnten drei für die Wissenschaft neue Chaetognathen-Arten beschreiben werden (KAPP & HAGEN 1985, HAGEN & KAPP 1986).



Abb. 11: Aussetzen des „Rectangular Midwater Trawl“ (RMT 8) auf FS „Polarstern“ 1983 zum Fang von Makrozooplankton und Mikronekton (Foto: U. Piatkowski).

Fig. 11: Rectangular Midwater Trawl “RMT 8” on board RV “Polarstern” in 1983 (Photo: U. Piatkowski).

Mit Indienststellung der „Polarstern“ wurde das Weddellmeer ab 1983 das wichtigste antarktische Untersuchungsgebiet für die Meeresbiologen des IPÖ. Die Eisbrecherklasse des Schiffes erlaubte auch Winterexpeditionen in die Polarmeere und damit die umfassende saisonale Erforschung der (Über-) Lebensstrategien von Schlüsselorganismen in einem hochantarktischen Ökosystem. Auf den „Polarstern“-Expeditionen konnte eine breite Palette verschieden großer Planktonnetze eingesetzt werden, vom vertikal sammelnden engmaschigen Multinetz und dem Bongo-Netz für Schräg- und Horizontalhols bis hin zum großen Rectangular Midwater Trawl (RMT 8) mit einer Fläche von 8 m² und einer Maschenweite von 4,5 mm zum Fang von Makrozooplankton und Mikronekton (Abb. 11). Adulte Fische wurden mit einem pelagischen Schleppnetz sogar bei geschlossener Meereisdecke gefangen.

Das IPÖ war bereits bei der ersten großen Antarktis-Expedition der „Polarstern“ Anfang 1983 unter Leitung von G. Hempel mit mehreren Doktoranden vertreten. Das Meso- bzw. das Makrozooplankton wurde intensiv erforscht und Gemeinschaftsanalysen durchgeführt (BOYSEN-ENNEN 1986, PIATKOWSKI 1987). Die Analyse dieser Datensätze wurde

durch multivariate Statistikverfahren abgesichert und damit Stationen mit großer Ähnlichkeit identifiziert und drei charakteristischen Gemeinschaften zugeordnet. Die Auswertung ergab für das Weddellmeer drei typische Zooplankton-Gemeinschaften im Epipelagial (0–300 m): Neben einer südlichen und einer nordöstlichen Schelfgemeinschaft kennzeichnete eine ozeanische Zooplanktongemeinschaft das zentrale Weddellmeer.

Die südliche Gemeinschaft ist insbesondere durch die Dominanz von Larven des Eiskrills *Euphausia crystallorophias* charakterisiert, die auf dem südlichen Schelf den Antarktischen Krill *E. superba* ersetzt. Die herbivoren Ruderfußkrebse (Copepoden) sind in der südlichen Gemeinschaft mit geringen Häufigkeiten vertreten (12,5 %), während sie mit drei Viertel der Abundanzen die nordöstliche Zooplanktongemeinschaft deutlich dominieren. In der ozeanischen Gemeinschaft gehen sie auf ein Drittel zurück. Neben herbivoren Ruderfußkrebse prägen auch omnivore Copepoden-Arten die ozeanische Gemeinschaft (Abb. 12). Diese Abundanzdaten wurden später in Biomassedaten übertragen, um auch in Bezug auf das Nahrungsnetz und den Energiefluss vergleich-

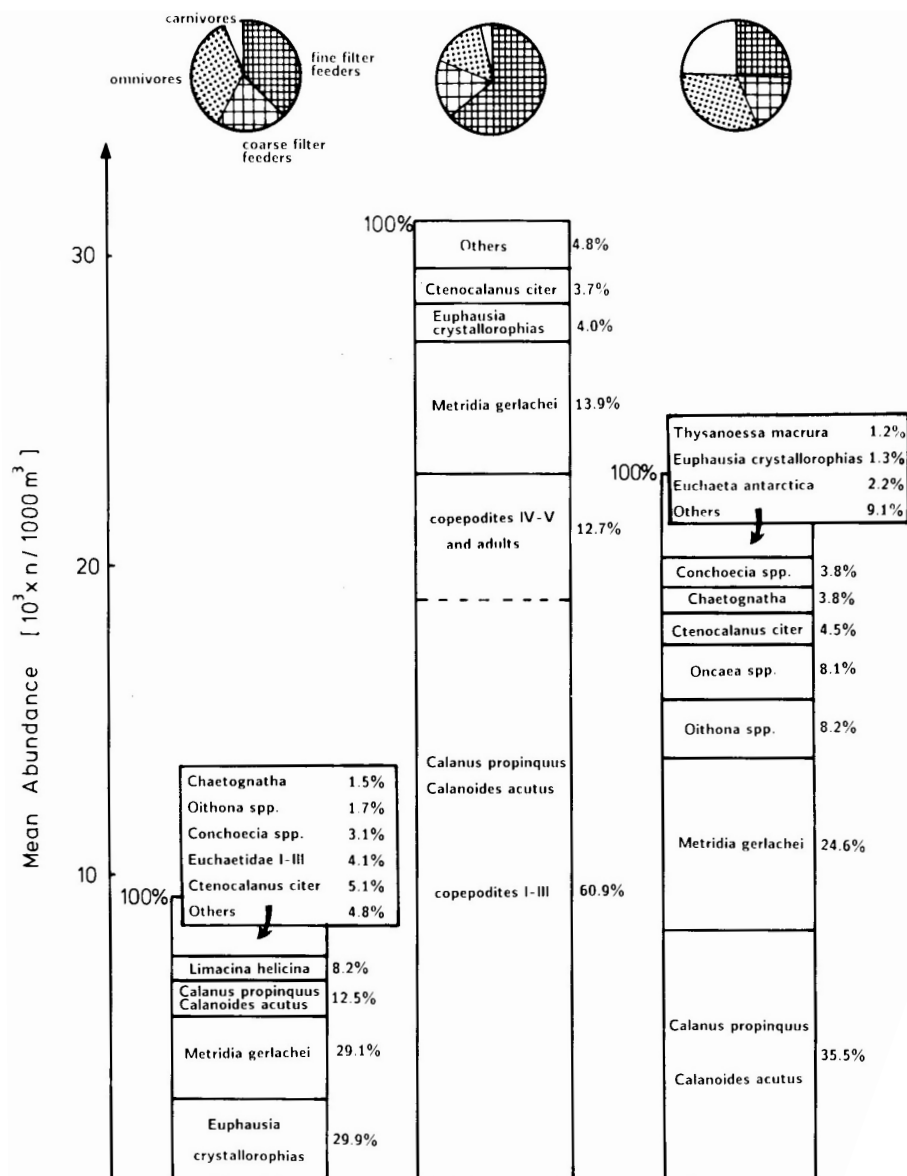


Abb. 12: Faunistische Zusammensetzung von Zooplanktongemeinschaften (mit trophischen Präferenzen) im Weddellmeer (nach BOYSEN-ENNEN & PIATKOWSKI 1988).

Fig. 12: Faunal composition of zooplankton communities (with trophic preferences) in the Weddell Sea (after BOYSEN-ENNEN & PIATKOWSKI 1988).

bare Zahlen zu gewinnen und das System Weddellmeer mit seinen verschiedenen Planktongemeinschaften in Struktur und Funktion besser zu verstehen (BOYSEN-ENNEN et al. 1991). Die RMT-Fangvolumina von Proben der „John Biscoe“ und der „Polarstern“ zeigen klar, dass die Makroplanktonfänge an der Antarktischen Halbinsel deutlich ergiebiger waren als im hochantarktischen Weddellmeer (PIATKOWSKI 1987, BOYSEN-ENNEN & PIATKOWSKI 1988).

Während der „Polarstern“-Expedition 1983 (SIBEX – Second International BIOMASS Expedition) zu den Südlichen Shetland-Inseln wurde der IPÖ-Doktorand M. Reinke mit seiner Ausrüstung auf der polnischen Forschungsstation „Arctowski“ auf King George Island abgesetzt, um dort erstmals die Ernährungs- und Bewegungsphysiologie antarktischer Salpen zu untersuchen, z. B. ihr Pumpvolumen und Vortriebskräfte (REINKE 1986). 1985 folgte die große „Polarstern“-Sommerexpedition ins Weddellmeer und im Südwinter 1986 die erste Winterreise der „Polarstern“ ins Weddellmeer. Der früh verstorbene N. Mumm untersuchte als IPÖ-Diplomand auf dieser Expedition im Hochwinter anhand von Messungen der Enzymaktivitäten einen Teilaspekt der Überwinterungsstrategien des Antarktischen Krills im Weddellmeer (MUMM 1987).

Im Spätwinter/Frühjahr 1986 war das IPÖ wieder auf „Polarstern“ vertreten, u. a. mit F.-P. Rapp, der sich sehr um das über Kabel ferngesteuerte Unterwasserfahrzeug UWE (Under Water Equipment, Abb. 13) bei den Beobachtungen an der Eisunterseite kümmerte und die Freilanduntersuchungen zur Ernährungsweise von Krilllarven technisch unterstützte (MARSCHALL 1985). Dies war auch das Forschungsobjekt von I. Hempel, ihr gelang es, Marrs Hypothese vom Aufstieg der Krill-Nauplien (*developmental ascent*) aus ca. 2000 m Tiefe anhand von Stufenfängen quantitativ zu bestätigen (I. HEMPEL & G. HEMPEL 1986, Abb. 14).

Während im Spätwinter in der Wassersäule mit Netzen vergeblich nach Krill gesucht wurde, konnten mit dem Unterwasserfahrzeug UWE erstaunliche Entdeckungen gemacht werden: Der Antarktische Krill versteckt sich im Winter im zerklüfteten Meereis vor seinen Fressfeinden und ernährt sich von den dort reichlich vorhandenen Eisalgen. Er wechselt also jahreszeitlich von einer pelagischen Lebensweise als Phytoplankton filtrierendes Schwarmtier zu einer pseudobenthischen, solitären Lebensweise an der Unterseite und in Klüften des Packeises. Dort kratzt er mit seinen Vorderbeinen, den Thoracopoden, sessile Diatomeen (Eisalgen) von der Eisunterseite ab (MARSCHALL 1988).

Die Teilnahme an drei „Polarstern“-Expeditionen im Spätwinter/Frühjahr 1986, Sommer 1985 und Herbst 1992 (M. Spindler als Fahrtleiter) ermöglichte erstmals Probennahmen für stoffwechselphysiologische Untersuchungen am Krill zu verschiedenen Jahreszeiten. Damit konnte nachgewiesen werden, dass der Antarktische Krill zum Herbst große Energiereserven aufbaut, von denen er im Winter zehren und so bei reduziertem Stoffwechsel (Quieszenz) 4–5 Monate fasten kann (Abb. 15; HAGEN et al. 1996). Er speichert diese Fettdepots (Lipide) auf sehr ungewöhnliche Weise in Form von Lecithin (Phosphatidylcholin). Diese Art der Speicherung finden wir im Weltmeer nur beim Krill und anderen Euphausiaceen der Polarmeere.



Abb. 13: Aussetzen eines über Kabel ferngesteuerten Unterwasser-Vehikels (SPRINT 101), genannt UWE auf FS „Polarstern“ 1986 (Foto: W. Hagen).

Fig. 13: Deploying a tethered remotely operated vehicle (SPRINT 101, nick name UWE “underwater equipment”) on board RV “Polarstern” in 1986 (Photo: W. Hagen).



Abb. 14: Auf dem Achterdeck von FS „Polarstern“ im Weddellmeer im Februar 1985; Biologen – G. Hempel (links) und I. Hempel (rechts) – sammeln Organismen aus einem Schleppnetzfang (Foto: G. Hubold).

Fig. 14: Biologists – G. Hempel (left) and I. Hempel (right) – collect organisms from a trawl catch spread out on the aft deck of RV “Polarstern” in the Weddell Sea in February 1985 (Photo: G. Hubold).

Insgesamt konnten bei wichtigen Zooplanktonarten im Weddellmeer drei grundlegend verschiedene Lebensstrategien charakterisiert werden: Räuberische Arten zeigen auch im Winter ein „business as usual“, da sie von der ausgeprägten Saisonalität der Primärproduktion nicht betroffen sind (sie folgen vielleicht ihren Beutetieren in größere Tiefen). Das andere Extrem repräsentiert die dominante herbivore Copepodenart *Calanoides acutus*, die zum Überwintern „mit vollen Öltanks“, gefüllt mit Wachsester (Lipide), in große Tiefen abwandert und ihren Stoffwechsel auf unter 10 % der normalen Aktivität reduziert (Diapause). Die dritte Strategie ist durch starke Flexibilität gekennzeichnet: omnivore Arten, wie z. B. der Copepod *Calanus propinquus* und der Krill *Euphausia superba*, bleiben auch im Winter aktiv und speichern u. a. Triacylglycerine (keine Wachsester) als Energiereserve (Abb. 15; HAGEN 1999).

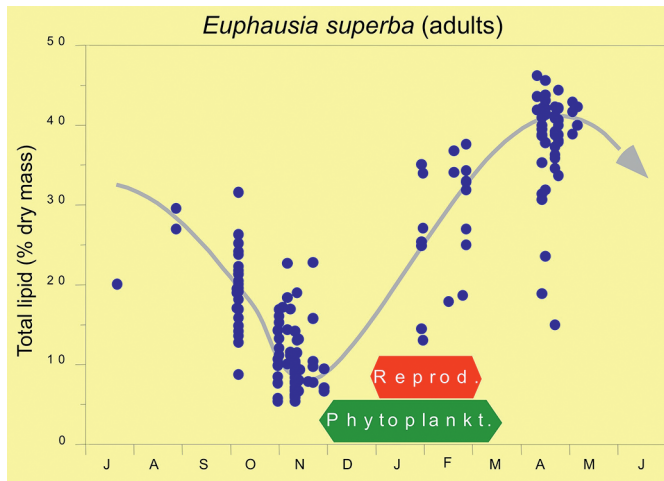


Abb. 15: Saisonale Lipidanreicherung beim Antarktischen Krill *Euphausia superba* (HAGEN et al. 1996).

Fig. 15: Seasonal lipid enrichment in the Antarctic krill *Euphausia superba* (HAGEN et al. 1996).

Die Entschlüsselung der Lebensgeschichte des Antarktischen Silberfisches *Pleuragramma antarcticum* im Weddellmeer war ökologisch von besonderer Bedeutung (HUBOLD 1984, 1985). Es handelt sich hierbei um die einzige Schwarm bildende Art unter den antarktischen Eisfischen (Nototheniidae). Diese zu den Barschen (Perciformes) gehörende Schlüsselart ähnelt nicht nur im Körperbau einem Hering (Clupeiformes), sondern nimmt als Planktonfresser auch eine ähnliche Position im Nahrungsnetz ein. Die Auswertung der Planktonfänge der „Polarsirkel“-Expeditionen – sie erreichten damals im Weddellmeer sogar den sonst eisbedeckten Fuß der Antarktischen Halbinsel – ergab ungewöhnlich hohe Konzentrationen von *Pleuragramma*-Larven im südlichsten Weddellmeer, in der Vahselbucht und der Gould Bay, wo von der „John Biscoe“ viele *Pleuragramma*-Larven nahe der Antarktischen Halbinsel gefangen wurden (KELLER 1983, KELLERMANN 1986).

Schließlich offenbarte sich die folgende Lebensgeschichte: *Pleuragramma* laicht in Bodennähe über dem schmalen antarktischen Schelf, die Larven schlüpfen im frühen Frühjahr (Oktober) und die ersten Dottersacklarven tauchen Anfang November über dem Schelfhang in Tiefen unterhalb von 500 m auf. Die Larven steigen innerhalb weniger Tage zur Oberfläche auf (>50 m) und wachsen dort trotz sehr niedriger Temperaturen erstaunlich schnell (mit Wachstumsraten wie Heringslarven in der Ostsee). Sie leben hier räumlich getrennt von den größeren Artgenossen, sodass Kannibalismus vermieden wird. Im Verlauf des Sommers verdriften die Larven mit dem Küstenstrom in Richtung südliches Weddellmeer (Filchnergraben), ihrem Aufwuchsgebiet, wo sie sehr hohe Konzentrationen erreichen. Ein weiterer Teil der Population gelangt mit einer abzweigenden Strömung zur Antarktischen Halbinsel, wo sich die jungen Silberfische hauptsächlich von Krill ernähren (KELLERMANN 1987). Die juvenilen *Pleuragramma* entwickeln sich über mehrere Jahre im Bereich der Ostwinddrift, sie wandern mit zunehmendem Alter in größere Tiefen und kehren zurück in die südlichen Schelfgebiete. Der Kreis schließt sich, wenn die Adulten zum Abbläichen wieder in Richtung nordöstlichen Schelf ziehen (Abb. 16). *Pleuragramma* ist im hochantarktischen Weddellmeer eine wichtige Nahrungs-

quelle für marine Warmblüter wie Zahnwale, Robben und Kaiserpinguine. HUBOLD (1991) schätzte die Biomasse von *Pleuragramma* im Weddellmeer auf 500.000 t.

Dass der Antarktische Silberfisch nicht nur in seinem Lebenszyklus, sondern auch durch physiologische Besonderheiten optimal an die extremen Umweltbedingungen der Hochantarktis angepasst ist, zeigten weitere ökophysiologisch ausgerichtete Diplom- und Doktorarbeiten am IPÖ. Lipiduntersuchungen belegen, dass *P. antarcticum* – wie auch *Aethotaxis mitopteryx* – als voll pelagischer Fisch das Fehlen einer Auftrieb verleihenden Schwimmblase durch erhebliche Fetteinlagerungen kompensiert (FRIEDRICH & HAGEN 1994). Bodenlebende Fischarten brauchen keine Auftriebshilfe und zeigen entsprechend niedrigere Lipidgehalte.

Auch hinsichtlich der Gefrierschutzproteine ergaben sich bei *Pleuragramma* wichtige neue Erkenntnisse: In enger Kooperation mit der Fa. Boehringer/Ingelheim wurde die Existenz einer bisher unbekannten und besonders effektiven PAGP-Gefrierschutzsubstanz nachgewiesen (PAGP: *Pleuragramma* antifreeze glycoprotein (Abb. 17, WÖHRMANN 1995). Da energieaufwendig, wird dieser Stoff nach Bedarf synthetisiert; hohe Konzentrationen treten dort auf, wo bei Anwesenheit von Eiskristallen ein Gefrieren der Fische droht. Besondere blutphysiologische Anpassungen bei *Pleuragramma* wurden in Kooperation mit G. di Prisco (Inst. f. Proteinbiochemie, Neapel) beschrieben (WÖHRMANN et al. 1997).

Jahrelang wurde unter Physiologen und Ökologen – auch am IPÖ – die Frage „Metabolic Cold Adaptation (MCA): Fakt oder Artefakt?“ kontrovers diskutiert. Hinter dem MCA-Konzept verbirgt sich die Hypothese von WOHLISCHLAG (1960), dass hoch angepasste polare/antarktische Fische – im Gegensatz zu eingewanderten Arten – einen erhöhten Ruhestoffwechsel entwickelt haben und so auch bei -1,8 °C ihre Leistungsfähigkeit aufrecht erhalten können. Dieser energetische Aufwand soll vor allem auf Kosten der Wachstumsgeschwindigkeit gehen. Mit einem optimierten Messverfahren konnte im IPÖ nachgewiesen werden, dass die Variabilität der Respirationswerte bei zuverlässiger Methodik deutlich geringer als bisher postuliert ausfällt und die Werte stark von der Aktivität der Fischart abhängen (DORRIEN 1993, ZIMMERMANN 1997).

HUBOLD (1991) hat dazu ein modifiziertes MCA-Konzept vorgeschlagen, das die Lebensweise der Fische berücksichtigt. Aktive Arten und träge, aber polar angepasste Arten zeigen einen höheren Ruhestoffwechsel als träge, nicht speziell polar angepasste Arten. Die MCA-Untersuchungen wurden auch auf arktische Fische ausgeweitet (DORRIEN 1993, ZIMMERMANN 1996). Mit diesen Arbeiten hat das IPÖ erheblich zur Klärung und Differenzierung dieser Thematik beigetragen.

DANKSAGUNG

Die Arbeiten in der marinen Arbeitsgruppe wurden aktiv begleitet von den technischen Mitarbeitern des Instituts wie auch verschiedenen Arbeitsgruppen während der Expeditionen auf den Forschungsschiffen und Stationen. Ihnen gilt unser Dank für alle Hilfestellungen unter den teils schwierigen Bedingungen. Ganz besonders danken wir Gisela Janssen, Annette Scheltz, Alice Schneider, Werner Dzomla und Frank-Peter Rapp.

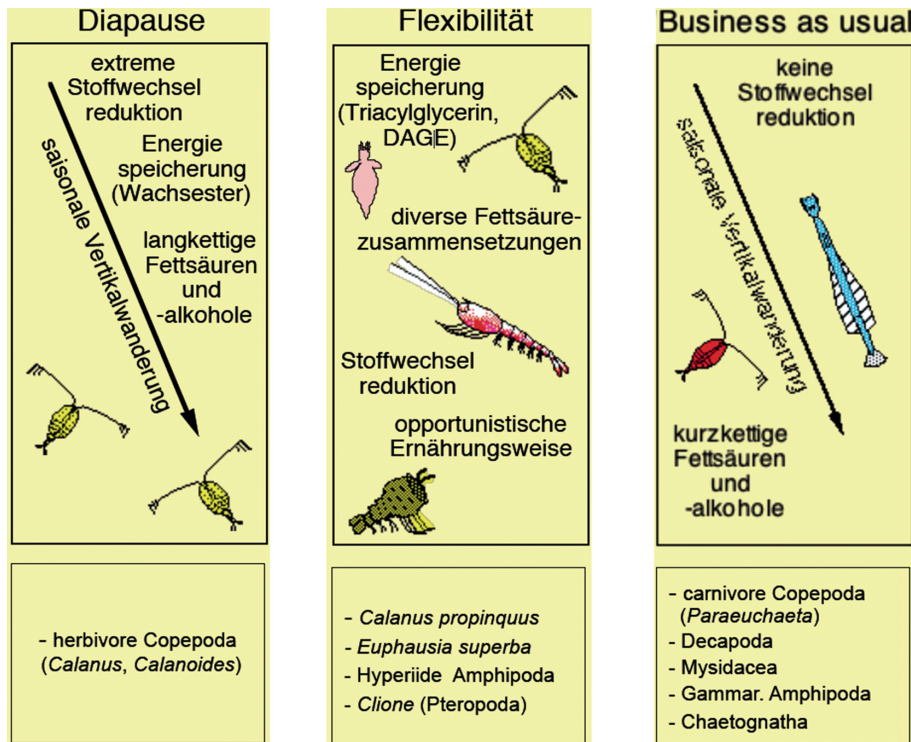


Abb. 16: Schematische Darstellung verschiedener Lebensstrategien des antarktischen Zooplanktons (HAGEN 2002).

Fig. 16: Schematic presentation of different life strategies of Antarctic zooplankton (HAGEN 2002).

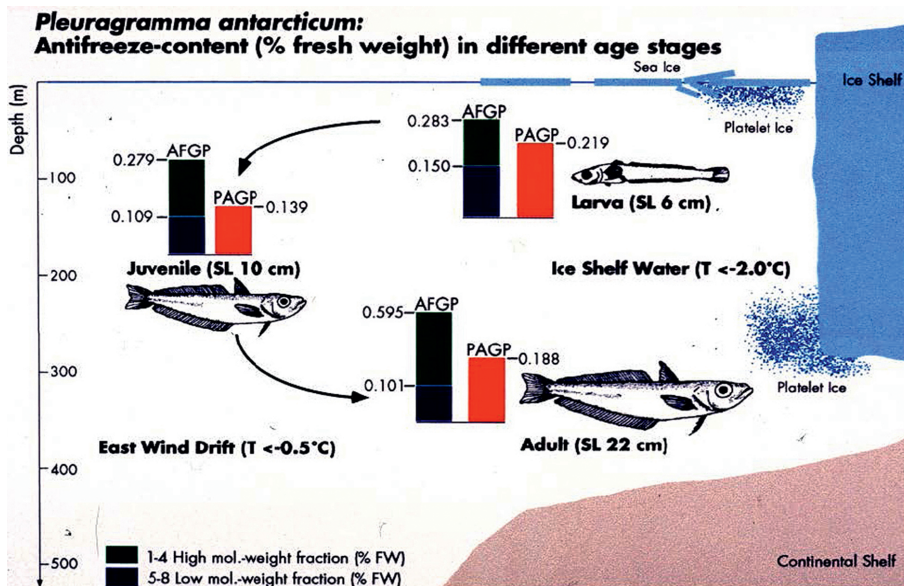


Abb. 17: Konzentrationen von Gefrierschutz-Glykoproteinen in verschiedenen Entwicklungsstadien des Antarktischen Silberfisches *Pleuragramma antarcticum* (WÖHRMANN 1997).

Fig. 17: Freeze-protection protein contents in different developmental stages of the Antarctic silverfish *Pleuragramma antarcticum* (WÖHRMANN 1997).

Literatur

- Agatha, S., Spindler, M. & Wilbert, N. (1993): Ciliated Protozoa (Ciliophora) from Arctic Sea Ice.- Acta Protozool. 32: 261-268.
- Auel, H. (1999): The ecology of Arctic deep-sea copepods (Euchaetidae and Aetideidae). Aspects of their distribution, trophodynamics and effect on the carbon flux.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1-246.
- Blumh, B., Gradinger, R. & Piraino, S. (2007): First record of sympagic hydroids (Hydrozoa, Cnidaria) in Arctic coastal fast ice.- Polar Biol. 30: 1557-1563.
- Bölter, M. (1987): Microbiological, planktonic and chemical characteristics and their validity for separation of water masses in the Bransfield Strait, Antarctica.- In: A. I. L. PAYNE, J. A. GULLAND & K. H. BRINK (eds), The Benguela and comparable ecosystems. S. Afr. J. Mar. Sci. 5: 133-143.
- Bölter, M., Bodungen, B.v., Liebezeit, G. & Meyer, M. (1988): The pelagic ecosystem of the Bransfield Strait, Antarctica: an analysis of microbiological, planktonological and chemical characteristics by multivariate analyses.- In: D. SAHRHAGE (ed), Antarctic ocean and resources variability. Springer-Verlag, 160-166.
- Bölter, M. & Dawson, R. (1982): Heterotrophic utilisation of biochemical compounds in Antarctic waters.- Neth. J. Sea Res. 16: 315-332.
- Boysen-Ennen, E. (1986): Zur Verbreitung von Gemeinschaften des Meso- und Makrozooplanktons im sommerlichen Oberflächenwasser der Weddellsee (Antarktis).- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1-172.
- Boysen-Ennen, E. & Piatkowski, U. (1988): Meso- and macrozooplankton communities in the Weddell Sea, Antarctica.- Polar Biol. 9: 17-35.
- Boysen-Ennen, E., Hagen, W., Hubold, G. & Piatkowski, U. (1991): Zooplankton biomass in the ice-covered Weddell Sea, Antarctica.- Mar. Biol. 111: 227-235.
- Carstens, M. (2001): Zur Ökologie von Schmelzwassertümpeln auf arktischem Meereis - Charakteristika, saisonale Dynamik und Vergleich mit anderen aquatischen Lebensräumen polarer Regionen.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1-298.
- Carstens, M., Süßke, L., Borkowitz, B., Juterzenka, K. v., Hanssen, H., Zimmermann, C., Böhrer, T. & Spindler, M. (1999): Nutzung der Erkenntnisse der marinen Ökosystemforschung für die Antarktis-Umweltschutzaufgaben.- Forschungsber. 29625507-UBA-FB 99-113, Umweltbundesamt Berlin, 1-559.

- Dawson, R., Schramm, W. & Bölker, M. (1985): Factors influencing the production and decomposition of organic matter in Admiralty Bay, King George Island.- In: W. R. SIEGFRIED, P. R. CONDY & R. M. LAWS (eds), Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer, Berlin, 109–114.
- Diel, S. (1989): Zur Lebensgeschichte dominanter Copepodenarten (*Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus*, *Metridia longa*) in der Framstraße.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–140.
- Dorrien, v. C. F. (1993): Ökologie und Respiration ausgewählter arktischer Bodenfischarten.- Rep. Polar Res. 125: 1–104.
- Ekau, W. (1987): Ökomorphologie nototheniider Fische aus dem Weddellmeer, Antarktis.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–131.
- Fehling, J. (2000): Sympagische Protistengemeinschaften im arktischen Packeis der Framstraßenregion.- Dipl.-Arbeit, Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–86.
- Fredersdorf, J. (2009): Interactive abiotic stress effects on Arctic marine macroalgae – Physiological responses of adult sporophytes.- Diss. Univ. Bremen, 1–164.
- Friedrich, C. (1997): Ökologische Untersuchungen zur Fauna des arktischen Meereises.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–174.
- Friedrich, C. & Hagen, W. (1994): Lipid contents of five species of notothenioid fish from high-Antarctic waters and ecological implications.- Polar Biol. 14: 359–369.
- Fuhrmann, M., Nygård, H., Krapp, R., Berge, J. & Werner, I. (2010): The adaptive significance of chromatophores in the Arctic under-ice amphipod *Apherusa glacialis*.- Polar Biol. 34: 823–832.
- Gradinger, R. (1995): Climate change and biological oceanography in the Arctic Ocean.- Phil. Trans. R. Soc. London A352: 277–286.
- Gradinger, R. (1998): Environmental controls of Arctic pack ice algal composition and development - a Synopsis. Part A and B.- Habil.-Schrift, Univ. Kiel, 1–82.
- Gradinger, R. & Nürnberg, D. (1996): Snow algal communities on Arctic pack ice floes dominated by *Chlamydomonas nivalis*.- Polar Biol. 9: 35–43.
- Gradinger, R., Spindler, M. & Henschel, D. (1991): Development of Arctic sea-ice organisms under graded snow cover.- Polar Res. 10: 298–308.
- Gradinger, R., Spindler, M. & Weissenberger, J. (1992): On the structure and development of Arctic pack ice communities in Fram Strait: A multivariate approach.- Polar Biol. 12: 727–733.
- Gutt, J. (1987): Zur Verbreitung und Ökologie der Seegurken (*Holothuroidea*, *Echinodermata*) in der Weddell See (Antarktis).- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–175.
- Hagen, W. (1983): Untersuchungen zur Verbreitung und Ökologie antarktischer Chaetognathen.- Dipl.-Arbeit Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–107.
- Hagen, W. (1985): On distribution and population structure of Antarctic Chaetognatha.- Meeresforsch. (Rep. Mar. Res.) 30: 280–291.
- Hagen, W. (1988): Zur Bedeutung der Lipide im antarktischen Zooplankton.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–169.
- Hagen, W. (1996): The role of lipids in the ecology of polar plankton and nekton - a synopsis.- Habil.-Schrift, Univ. Kiel, 1–124.
- Hagen, W. (1999): Reproductive strategies and energetic adaptations of polar zooplankton.- Intern. J. Invertebr. Reprod. Developm. 36: 25–34.
- Hagen, W. & Kapp, H. (1986): *Heterokrohnia longicaudata*, a new species of Chaetognatha from Antarctic waters.- Polar Biol. 5: 181–183.
- Hagen, W., Van Vleet, E.S. & Kattner, G. (1996): Seasonal lipid storage as overwintering strategy of Antarctic krill.- Mar. Ecol. Prog. Ser. 134: 85–89.
- Hanssen, H. (1996): Das Mesozooplankton im Laptewmeer und östlichen Nansen-Becken: Verteilung und Gemeinschaftsstrukturen im Spätsommer.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–137.
- Hempel, G. (1981): BIOMASS - Internationale Erforschung der antarktischen Lebensgemeinschaft.- Umschau 81(13): 401–405.
- Hempel, I. (1982): Zur Verbreitung der Brut von *Euphausia superba* in der mittleren Scotia See während FIBEX 1981.- Arch. Fischwiss. 33 (Beih. I): 89–95.
- Hempel, I. & Hempel, G. (1977): Larval krill (*Euphausia superba*) in the plankton and neuston samples of the German Antarctic Expedition 1975/76.- Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch. 26: 206–216.
- Hempel, I. & Hempel, G. (1986): Field observations on the developmental ascent of larval *Euphausia superba* (Crustacea).- Polar Biol. 6: 121–126.
- Hempel, G. & Kappen, L. (1985): Forschungsbericht der Math.-Nat. Fakultät, Institut für Polarökologie.- Christiana Albertina 20: 288–295.
- Hempel, G. & Kappen, L. (1987): Forschungsbericht der Math.-Nat. Fakultät, Institut für Polarökologie.- Christiana Albertina 25:3 28–338.
- Hempel, G. & Kappen, L. (1990): Forschungsbericht der Math.-Nat. Fakultät, Institut für Polarökologie.- Christiana Albertina 30: 306–317.
- Hempel, G., Kappen, L. & Spindler, M. (1992): Forschungsbericht der Math.-Nat. Fakultät, Institut für Polarökologie.- Christiana Albertina 35: 350–362.
- Hempel, I. & Marschoff, E. (1980): Euphausiid larvae in the Atlantic sector of the Southern Ocean.- Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch. 28: 32–47.
- Hempel, G. & Spindler, M. (1995): Forschungsbericht der Math.-Nat. Fakultät, Institut für Polarökologie.- Christiana Albertina 40: 397–409.
- Hubold, G. (1984): Spatial distribution of *Pleuragramma antarcticum* (Pisces: Nototheniidae) near the Filchner- and Larsen ice shelves (Weddell Sea / Antarctica).- Polar Biol. 3: 231–236.
- Hubold, G. (1985): The early life-history of the high-Antarctic silverfish *Pleuragramma antarcticum*.- In: W. R. SIEGFRIED, P. R. CONDY & R. M. LAWS (eds), Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. Springer, Berlin, 445–451.
- Hubold, G. (1991): Zur Ökologie der Fische im Weddellmeer.- Habilitationsschrift, Univ. Kiel, 1–157. und Rep. Polar Res. 103: 1–157.
- Ikävalko, J. (1997): Studies of nanoflagellate communities in the sea ice of the Baltic and the Greenland Sea.- Walter and André de Nottbeck Foundation Sci. Rep. 14: 1–24.
- Ikävalko, J. & Gradinger, R. (1997): Flagellates and heliozoans in the Greenland Sea ice studied alive using light microscopy.- Polar Biol. 17: 473–481.
- Juterzenka, K. v. (1994): Untersuchungen zur Bedeutung von Schlangensteinen (Echinodermata: Ophiuroidea) in Schelf- und Kontinentalhanggebieten des europäischen Nordmeeres.- Ber. Sonderforschungsber. 313, Univ. Kiel 57, 1–99.
- Juterzenka, K. v., Knickmeier, K., Gradinger, R., Hanssen, H., Borries, J. v., Richter, C. & Spindler, M. (1996): Subice net and video endoscope as tools in polar ecology.- Oceanology Int. 96 Conf. Proc. 3: 87–94.
- Kapp, H. & Hagen, W. (1985): Two new species of Heterokrohnia (Chaetognatha) from Antarctic waters.- Polar Biol. 4: 53–59.
- Keller, R. (1983): Contributions to early life history of *Pleuragramma antarcticum* Boul. 1902 (Pisces, Nototheniidae) in the Weddell Sea.- Meeresforsch. (Rep. Mar. Res.) 30: 10–24.
- Kellermann, A. (1986): Zur Biologie der Jugendstadien der Notothenioidei (Pisces) an der Antarktischen Halbinsel.- Rep. Polar Res. 31: 1–149.
- Kellermann, A. (1987): Food and feeding ecology of postlarval and juvenile *Pleuragramma antarcticum* (Pisces, Notothenioidei) in the seasonal pack-ice zone off Antarctic Peninsula.- Polar Biol. 7: 307–315.
- Kellermann, A. & Kock, K.-H. (1984): Postlarval and juvenile Notothenioids (Pisces, Perciformes) in the Southern Scotia Sea and Northern Weddell Sea during FIBEX 1981.- Meeresforsch. 30: 82–93.
- Khow, A. S. (2003): Ecological studies on the tropical limpet *Cellana testudinaria* (L. 1758): Influence of environmental factors on the rocky shore benthos of the Big Kai Island, Southeast Mollucas, Indonesia.- Diss. Inst. Polarökol. Universität Kiel, 1–132.
- Kiko, R. (2009): Ecophysiology of Antarctic sea-ice meiofauna.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–116.
- Kiko, R., Werner, I. & Wittmann, A. (2009): Osmotic and ionic regulation in response to salinity variations and cold resistance in the Arctic under-ice amphipod *Apherusa glacialis*.- Polar Biol. 32: 393–398.
- Klages, N. (1982): Deutsche Antarktis-Expedition 1980/1981 mit FS „Meteor“: First International Biomass Experiment (FIBEX); Liste der Zooplankton- und Mikronektonnetzfangs.- Ber. Polarforsch. 2: 1–29.
- Knickmeier, K. (1996): Zur Larvenökologie des Loco *Concholepas concholepas* (Gastropoda, Muricidae) an der chilenischen Felsküste.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–81.
- Kramer, M. (2010): The role of sympagic meiofauna in Arctic and Antarctic sea-ice food webs.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–157.
- Kramer, M. & Kiko, R. (2011): Brackish meltponds on Arctic sea ice – a new habitat for marine metazoans.- Polar Biol. 140: 603–608.
- Krapp, R. H., Bassinet, T., Berge, J., Pampanin, D.M. & Camus, L. (2009): Antioxidant responses in the polar marine amphipod *Gammarus wilkitzkii* to natural and experimentally increased UV levels.- Aquat. Toxicol. 94: 1–7.
- Krembs, C. (1999): The influence of the three-dimensional structure of sea ice on the distribution and activity of the Arctic sea-ice communities.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–246.
- Kunzmann, A. (1986): Kiemenmorphometrie von zwei antarktischen Fischarten: *Pleuragramma antarcticum* und *Notothenia gibberifrons*.- Dipl.-Arbeit Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–84.
- Kunzmann, A. (1991): Blood Physiology and Ecology Consequences in Weddell Sea Fishes.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–79.
- Liebezeit, G. & Bölker, M. (1986): Distribution of particulate amino acids in the Bransfield Strait.- Polar Biol. 5: 199–206.
- Liebezeit, G. & Bölker, M. (1991): Water extractable carbohydrates in particulate matter of the Bransfield Strait.- Mar. Chem. 33: 389–398.
- Link, H. (2012): Studying the functioning of benthic hotspot and coldspot ecosystems in the Canadian Arctic.- PhD thesis, Univ. du Québec à Rimouski, Rimouski, 1–171.
- Lischka, S. (2006): Life-history traits of the copepods *Pseudocalanus minutus* (Calanoida) and *Oithona similis* (Cyclopoida) in the Arctic Kongsfjorden (Svalbard) with particular emphasis on seasonality.- Diss. Univ. Bremen, 1–91.
- Lohmeyer, U. P. (1987): Bestandskundliche Untersuchungen der Bodenfische des östlichen Indischen Ozeans im vorgelagerten Schelf der Inseln Sumatra, Java und Bali.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–129.

- Lorenz, A. (2005): Variability of benthic Foraminifera north and south of the Denmark Strait.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–149.
- Marquardt, M. (2010): Studies on sympagic meiofauna in fast and pack ice in the southeastern Beaufort Sea (Canadian Arctic).- Dipl.-Arbeit Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–80.
- Marschall, H.-P. (1985): Untersuchungen zur Funktionsmorphologie und Nahrungsaufnahme der Larven des Antarktischen Krills, *Euphausia superba* Dana.- Rep. Polar Res. 23: 1–97.
- Marschall, H.-P. (1988): The overwintering strategy of Antarctic krill under the pack-ice of the Weddell Sea.- Polar Biol. 9: 129–135.
- Mayer, M. (2000): Zur Ökologie der Benthos-Foraminiferen der Potter Cove (King George Island, Antarktis).- Ber. Polarforsch. 353: 1–85.
- Meiners, K. (1999): Zur Dynamik des mikrobiellen Nahrungsnetzes im arktischen Meeres.- Dipl.-Arbeit Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–86.
- Meiners, K. (2002): Sea-ice communities: structure and composition in Baltic, Antarctic and Arctic seas.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–64.
- Metz, C. (1996): Lebensstrategien dominanter antarktischer Oithonidae (Cyclopoida, Copepoda) und Oncaeidae (Poecilostomatoida, Copepoda) im Bellingshausenmeer.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–122.
- Mock, T. (1998): Ökologische Untersuchungen zur Frühjahrsentwicklung arktischer Meeresalgengemeinschaften.- Dipl.-Arbeit Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–87.
- Mock, T., Meiners, K. M. & Giesenhausen, H. C. (1997): Bacteria in sea ice and underlying brackish water at 54°26'50"N (Baltic Sea, Kiel Bight).- Mar. Ecol. Progr. Ser. 158: 23–40.
- Moshkina, A. (2004): Sympagic meiofauna in Arctic multi-year pack ice.- M.Sc. thesis, Univ. Bremen, 1–44.
- Mumm, N. (1987): Zur Ernährungsökologie des Krills (*Euphausia superba*) im Winter – Untersuchungen anhand der Verdauungsenzyme Amylase und Trypsin.- Dipl.-Arbeit Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–74.
- Mumm, N. (1990): Zur sommerlichen Verteilung des Mesozooplanktons im Nansen-Becken, Nordpolarmeer.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–216.
- Piatkowski, U. (1987): Zoogeographische Untersuchungen und Gemeinschaftsanalysen an antarktischen Makroplankton.- Rep. Polar Res. 34: 1–150.
- Piatkowski, U. & Klages, N. (1983): German Antarctic expedition 1980/81 with FRV „Walther Herwig“ and RV „Meteor“: First International BIOMASS Experiment (FIBEX): data of micronekton and zooplankton hauls.- Ber. Polarforsch. 15: 1–58.
- Piepenburg, D. (1988): Zur Zusammensetzung der Bodenfauna in der westlichen Fram-Straße.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–152.
- Piepenburg, D. (1997): Brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) in benthic ecosystems of Arctic seas.- Habil.-Schrift Univ. Kiel, 1–91.
- Preobrazhenskaya, O. (2004): Studies of the sympagic meiofauna in Arctic first-year pack ice.- MSc Thesis, St. Petersburg State University, 1–36.
- Puturu, L. (2004): Ecological studies of intertidal dogwhelks (Gastropoda: Nassariidae) off Northern Minahasa, Sulawesi, Indonesia.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–85.
- Rautenberger, R. (2008): Physiological reactions of marine macrophytes along abiotic stress gradients.- Diss. Univ. Bremen, 1–175.
- Reinke, M. (1986): Zur Nahrungsphysiologie der Tunikaten *Salpa thompsoni* (Antarktis) und *Salpa fusiformis* (Mittelmeer).- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–152.
- Reinke, M. (1987): Zur Nahrungs- und Bewegungsphysiologie von *Salpa thompsoni* und *Salpa fusiformis*.- Rep. Polar Res. 36: 1–89.
- Renjaan, E. A. (2003): The role of hydrodynamic regimes and water properties on transports, retentions, and settlements of mollusc larvae at a lagoon and its adjacent open shore in Kai Islands, Indonesia.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–87.
- Richter, C. (1994): Regional and seasonal variability in the vertical distribution of mesozooplankton in the Greenland Sea.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–101.
- Schmid, M. K. (1994): Zur Verbreitung und Respiration ökologisch wichtiger Bodentiere in den Gewässern um Svalbard (Arktis).- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–92.
- Schnack, K. (1998): Besiedlungsmuster der benthischen Makrofauna auf dem ostgrönländischen Kontinentalhang.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–110.
- Schneppenheimer, R. (1980): Concentration of fluoride in Antarctic animals.- Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch. 28: 179–182.
- Schünemann, H. (2001): Die Metazoengemeinschaften des arktischen Packeises.- Dipl.-Arbeit Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–53.
- Schünemann, H. (2004): Studies on the Arctic pack-ice habitat and sympagic meiofauna: seasonal and regional variabilities.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–95.
- Schünemann, H. & Werner, I. (2005): Seasonal variations in the distribution patterns of sympagic metazoans in Arctic pack ice.- Mar. Biol. 146 (6): 1091–1102.
- Schwarzbach, W. (1987): Die Fischfauna des östlichen und westlichen Weddellmeeres: Geographische Verbreitung, Nahrung und trophische Stellung der Fischarten.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–137.
- Seiler, D. (1998): Struktur und Kohlenstoffbedarf des Makrobenthos am Kontinentalhang Ostgrönlands.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–87.
- Siebert, S., Anton-Erxleben, F., Kiko, R. & Kramer, M. (2009): *Sympagohydra tuuli* (Cnidaria, Hydrozoa): first report from sea ice of the central Arctic Ocean and insights into histology, reproduction and locomotion.- Mar. Biol. 156: 541–554.
- Spindler, M. (1994): Notes on the biology of sea ice in the Arctic and Antarctic.- Polar Biol. 14: 319–324.
- Spindler, M. (1997): Forschungsbericht Math.-Nat. Fak. Inst. Polarökol.- Christiana Albertina 45: 337–346.
- Spindler, M. (2000): Forschungsbericht Math.-Nat. Fak. Inst. Polarökol.- Christiana Albertina 51: 326–334.
- Steffens, M. (2001): Makrobenthische Verbreitungsmuster im Laptevmeer in Beziehung zu Umweltbedingungen.- Dipl.-Arbeit Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–76.
- Steffens, M., Granskog, M. A., Kaartokallio, H., Kuosa, H., Papadimitriou, S. & Thomas, D. N. (2006): Spatial variation of biogeochemical properties of landfast sea ice in the Gulf of Bothnia, Baltic Sea.- Ann. Glaciol. 44: 80–87.
- Stüfe, L. (1994): Zum Nahrungsspektrum von *Arctogadus glacialis* auf dem Nordost-Grönländischen Schelf.- Dipl.-Arbeit Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–82.
- Tuschling, K. (2000): Zur Ökologie des Phytoplanktons im arktischen Laptevmeer – ein jahreszeitlicher Vergleich.- Ber. Polarforsch. 347: 1–144.
- Voß, J. (1987): Zoogeographie und Gemeinschaftsanalyse des Makrozoobenthos des Weddellmeeres (Antarktis).- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–145.
- Weissenberger, J. (1992): Die Lebensbedingungen in den Solekanälen des antarktischen Meeres.- Diss. Univ. Bremen und Kiel, 1–166.
- Werner, I. (1997): Ecological studies on the Arctic under-ice habitat: colonization and processes at the ice-water interface.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel / Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel 70: 1–167.
- Werner, I. (2000): Faecal pellet production by Arctic under-ice amphipods – transfer of organic matter through the ice/water interface.- Hydrobiologia 426: 89–96.
- Werner, I. (2005): Seasonal dynamics, cryo-pelagic interactions, and metabolic rates of Arctic and Baltic pack-ice and under-ice fauna.- Habil.-Schrift Univ. Kiel, 1–73.
- Werner, I. (2006): Seasonal dynamics of sub-ice fauna below pack ice in the Arctic (Fram Strait).- Deep-Sea Res. I 53: 294–309.
- Werner, I. & Auel, H. (2004): Environmental conditions and overwintering strategies of planktonic metazoans in and below coastal fast ice in the Gulf of Finland (Baltic Sea).- Sarsia 89: 102–106.
- Werner, I. & Auel, H. (2005): Seasonal variability in abundance, respiration and lipid composition of Arctic under-ice amphipods.- Mar. Ecol. Progr. Ser. 292: 251–262.
- Werner, I. & Gradinger, R. (2002): Under-ice amphipods in the Greenland Sea and Fram Strait (Arctic): environmental controls and seasonal patterns below the pack ice.- Mar. Biol. 140: 317–326.
- Werner, I., Ikävalko, J. & Schünemann, H. (2007): Sea-ice algae in Arctic pack ice during late winter.- Polar Biol. 30: 1473–1504.
- Werner, I. & Lindemann, F. (1997): Video observations of the underside of arctic sea ice – features and morphology on medium and small scales.- Polar Res. 16: 27–36.
- Werner, I., Meiners, K. & Schünemann, H. (2002): Copepods in Arctic pack ice and the underlying water column: living conditions and exchange processes. In: V. SQUIRE & P. LANGHORNE (eds), Ice in the environment. Proceedings of the 16th IAHR international symposium on ice. Dunedin, New Zealand, 2nd–6th December 2002, 30–40.
- Wickham, S. & Carstens, M. (1998): Effects of ultraviolet-B radiation on two arctic microbial food webs.- Aquat. Microb. Ecol. 16: 163–171.
- Wohlschlag, D. E. (1960): Metabolism of an Antarctic fish and the phenomenon of cold adaptation.- Ecol. 41: 287–292.
- Wöhrmann, A. P. A. (1988): Jahreszeitliche Unterschiede in der Ernährung antarktischer Fische.- Dipl.-Arbeit Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–111.
- Wöhrmann, A. P. A. (1992): Gefrierschutz bei Fischen der Polarmeere.- Diss. Inst. Polarökol. Univ. Kiel, 1–106.
- Wöhrmann, A. P. A. (1995): Antifreeze glycopeptides of the high-Antarctic silverfish *Pleuragramma antarcticum* (Notothenioidei).- Comp. Biochem. Physiol. 111: 121–129.
- Wöhrmann, A. P. A., Hagen, W. & Kunzmann, A. (1997): Adaptations of the Antarctic silverfish *Pleuragramma antarcticum* (Pisces: Nototheniidae) to pelagic life in high-Antarctic waters.- Mar. Ecol. Progr. Ser. 151: 205–218.
- Zhang, Q., Gradinger, R. & Spindler, M. (1998): Dark survival of marine microalgae in the High Arctic (Greenland Sea).- Polarforschung 65: 111–116.
- Zimmermann, C. (1996): Zur Ökologie arktischer und antarktischer Fische: Aktivität, Sinnesleistungen und Verhalten.- Rep. Polar Res. 231: 1–137.